BEITRÄGE ZUR BLATTSTELLUNGSLEHRE.

II.

Über verästelte Baumfarne und die Verästelung der Pteropsida im allgemeinen[1])

von

J. C. SCHOUTE.

Einleitung. Für denjenigen, der die Blattstellungslehre durch eigene Beobachtungen weiter ausbilden will, liegt es nicht sehr nahe, dazu Beobachtungen an verästelten Baumfarnen zu einem seiner ersten Themen zu wählen. Denn einerseits sind verästelte Baumfarne bekanntlich selten und schwer zu beschaffen, andererseits ist der Zusammenhang zwischen Blattstellung und Verästelung kein sehr inniger; bei den Farnen ist sogar die Beziehung zwischen den beiden genannten Erscheinungen noch keineswegs allgemein erkannt. Dass ich diesen zweiten Beitrag dennoch den verästelten Baumfarnen widme, bedarf daher einiger Rechtfertigung.

Durch Untersuchungen über die Stammesbildung und Verästelung der monokotylen Bäume war schon seit mehre-

[1]) Meinen I. Beitrag zur Blattstellungslehre siehe in diesem Recueil Vol. 10, 1913, S. 153; eine vorläufige Mitteilung über die jetzigen Beobachtungen und über die sich daran anknüpfenden Spekulationen erschien unter dem Titel „Dichotomie en zijdelingse vertakking bij de Pteropsida" in Verslagen Afd. Natuurk. Akad. v. Wetensch. Amsterd. 1912, XXI, 1, S. 544 (Proceedings XV, 1, S. 710.)

ren Jahren meine Aufmerksamkeit ebenfalls auf die Verästelung der in mancher Hinsicht analogen Baumfarne gerichtet. Die Schwierigkeiten, welche der Verästelung bei den Baumfarnen entgegen stehen, sind dieselben, die sich bei den Monokotylen finden [1]; ich habe früher schon beschrieben, wie sie bei einigen Baumfarnen in eigentümlicher Weise durch die Bildung von Luftwurzeln umgeben werden [2].

Im Anschluss an diese Untersuchungen habe ich nun versucht, auch von den regelmässigen, ohne „Kunstgriffe" entwickelten Verästelungen der Baumfarne hinreichendes Material zu erlangen. Dieses ist mir durch die freundliche Hilfe des Herrn Dr. S. H. Koorders überaus gut gelungen; nachstehende Beschreibungen und Abbildungen werden den Leser bald davon überzeugen, dass das benutzte Material ein besonders schönes und wertvolles war. Bei der Bearbeitung dieses Materials wurde mir aber nicht nur die Verästelungsweise der Baumfarne klar, sondern es ergab sich, dass das Material auch über Blattstellungsfragen und die damit verwandten „Knospenstellungsfragen" Aufklärung zu geben geeignet war. Die Theorie der Blattstellungen, wie ich sie im ersten Aufsatz dieser Reihe entwickelt habe, ist bei der Bearbeitung der Baumfarne entstanden. Dadurch wird es vielleicht eher verständlich, weshalb die Beschreibung und die Besprechung dieser Objekte den Beiträgen zur Blattstellungslehre eingereiht worden ist.

Die Verteilung vorliegender Arbeit kann der Sache gemäss keine prinzipielle, sondern nur eine kasuistische sein; sind doch die beobachteten Erscheinungen von teratologischer oder vielleicht eher noch von pathologischer Art,

[1] J. C. Schoute, Notiz über die Verästelung der Baumfarne. Annales du Jardin de Buitenzorg, 2e Ser. Vol. V 1906 S. 88.

[2] J. C. Schoute, Eine neue Art der Stammesbildung im Pflanzenreich, Ibid. S. 198.

sodass wir die untersuchten Objekte hier der Reihe nach erörtern müssen.

Ehe ich nun aber zu der Besprechung der Beobachtungen übergehe, muss ich noch eine Bemerkung über die anzuwendende Terminologie machen. In der vorigen Arbeit über die Blattstellungsfragen bin ich von der Voraussetzung ausgegangen, dass es in einem jeden Vegetationskegel eines Stengels zwei Stoffe gäbe, die ich Knospenstoff und Blattstoff nannte. In einem während des Druckes der Abhandlung geschriebenen Nachtrag habe ich dann gesagt, dass ich durch die von Prof. Moll geäusserten Bedenken veranlasst wurde, die Hypothese soweit zu verallgemeinern, dass ich nicht länger zwei verschiedene Stoffe, sondern bloss zwei verschiedene Wirkungen unbekannter Art voraussetzte.

Es hat sich nun bei der Abfassung vorliegender Abhandlung ergeben, dass es, um die Verhältnisse klarzulegen, unumgänglich nötig war, diese beiden Wirkungen mit bestimmten Namen zu belegen; deshalb habe ich statt der Bezeichnung Knospenstoff den neutralen Namen „Knospenagens" gewählt und statt Blattstoff „Blattagens." Das „Knospenagens" hat also seinen Bezirk am Vegetationsscheitel, wo es die Bildung von Blattzentren zeitweilig verhindert; das „Blattagens" tritt dort auf, wo ein Blattzentrum entstanden ist und verbreitet sich in das umringende Gewebe zu einem „Verbreitungskreis."

I. KAPITEL.

Objekt von Kaliwiro.

Das hier behandelte Exemplar wurde von Herrn Förster J. H. Boerrigter in der Residenz Kedoe (Java) am Wege zwischen Kaliwiro und Krasak in jungem Sekundärwald gefunden. Das Exemplar hatte einen unverzweigten Stamm von etwa 6 m, der sich dann in zwei annähernd gleiche Äste spaltete, welche etwa $1^1/_2$ m lang waren. Durch die freundlichen Bemühungen von Dr. Koorders habe ich die gewünschten Teile dieses Stammes nebst denjenigen der im III. und IV. Kapitel beschriebenen Exemplare nach Holland geschickt bekommen. Von dem hier zu erörternden Exemplar erhielt ich neben dem Verästelungsstück (s. Tafel V und VI) noch ein Stammstück aus der basalen Region des Stammes und die Gipfel der beiden Äste (s. Tafel VII). Das Material wurde im Oktober 1905 gesammelt; vorher war schon Herbariummaterial der Blätter gesammelt worden. Zugleich hatte Herr Koorders dabei die hier reproduzierte hübsche Habitusskizze des Baumes gezeichnet (Fig. 1). Von Herrn van Alderwerelt van Rosenburgh wurde später die

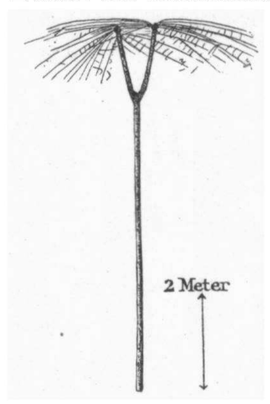


Fig. 1. Habitusskizze von dem Objekt von Kaliwiro.

Spezies bestimmt als *Alsophila glauca* Sm. var. *setulosa* Hassk. [1])

Das unterste konservierte Stammstück, das wahrscheinlich auf 1 m Höhe dem Baum entnommen war, zeigte nichts Besonderes. Die Blattstellung war deutlich 6 + 6, in sechsgliedrigen alternierenden Wirteln also; die grossen Blattnarben berühren einander am Stamme nicht, sondern lassen die Oberfläche dazwischen frei hervortreten.

Das Verästelungsstück, das also in 6 m Höhe entstanden war, war durch Ungeschicklichkeit der Arbeiter beim Sammeln durchgebrochen; die Teilstücke passten jedoch noch hinreichend auf einander, sodass die Untersuchung dennoch ebensogut von statten gehen konnte. Um die Verhältnisse dieses Stückes klarzulegen, verweise ich zunächst auf Tafel V und VI und auf die umstehend reproduzierte Textfigur 2. Die Photographien bringen Abbildungen des einen der beiden Teilstücke, welches den „Sattel" der Verästelung enthielt, von zwei Seiten gesehen; die Textfigur bietet eine getreue Wiedergabe der Blattstellungsverhältnisse des ganzen Verästelungsstückes. Diese Figur erfordert aber zunächst einige Erläuterungen; an der Hand derselben werde ich dann die Verhältnisse klarzulegen versuchen.

Das Ziel, das bei der Herstellung dieser Zeichnung bei mir vorlag, war eine möglichst genaue Abbildung ohne Verzeichnung der Gesamtoberfläche des Verästelungsstückes zu erhalten; um es zu erreichen habe ich folgendes Verfahren angewandt. Auf einen Teil der Oberfläche des Stammes wurde ein ganz dünnes Stück Schreibpapier gelegt, darauf kam ein Stück dünnes Karbonpapier, so

---

[1]) Vergl. A. Koorders—Schumacher, Systematisches Verzeichnis der zum Herbar Koorders gehörenden, in Niederländisch-Ostindien, besonders in den Jahren 1888—1903 gesammelten Phanerogamen und Pteridophyten I. Abteilung Java, Buitenzorg 1910—1913, § 2a.

wie es für Schreibmaschinen benutzt wird, mit der Schichtseite nach unten; dann wieder ein dickeres gewöhnliches Papier. Wenn man dann mit den Fingern darüber hin-

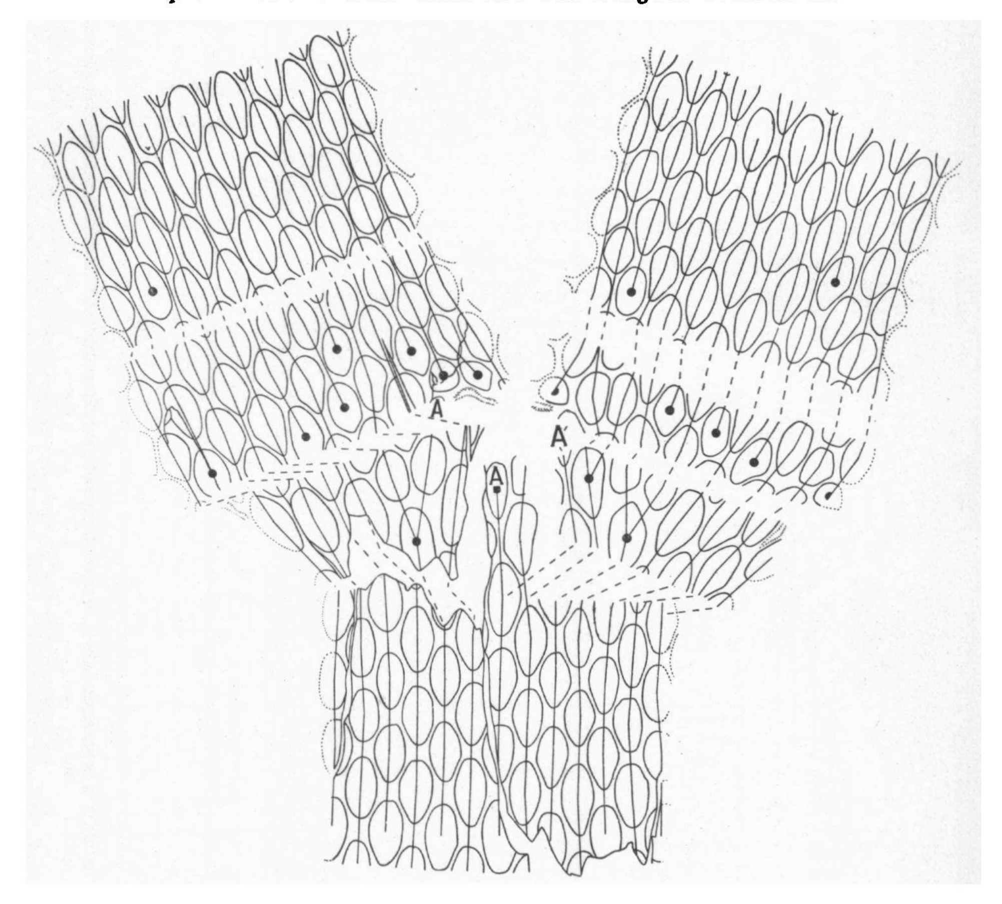


Fig. 2. Oberflächenzeichnung des Objektes von Kaliwiro in $^{1}/_{10}$ nat. Gr.

reibt, so wird eine etwa vorhandene Oberflächenzeichnung des Stammes sich auf dem untersten Papier abzeichnen. An dem hier betrachteten Stammstück ragte nun der obere Teil der Blattnarbenränder ein wenig hervor,

während in der Insertion die Reihen von Fibrovasalsträngen, welche der Blattnarbe ein so charakteristisches Gepräge verleihen, ebenfalls so abgezeichnet wurden. Wenn dieses geschehen war, wurde auf dem dünnen Papier die Umrisszeichnung der Blattnarben unter Betrachtung des Objektes genau eingezeichnet und alsdann unter abermaliger Benutzung von Karbonpapier auf ein grösseres Zeichenpapier übertragen. So konnte ich von allen Teilen des Verästelungsstückes die Blattnarbenzeichnung in natürlicher Grösse übernehmen und in einer einzigen Zeichnung zusammenstellen; die Reproduktion davon in $^1/_{10}$ nat. Gr. ist Fig. 2.

Dabei war der Umstand, dass das Verästelungsstück durchgebrochen war, nicht störend; wohl aber ein anderer Umstand, dass nämlich die hier betrachtete Oberfläche im mathematischen Sinne keine „entwickelbare" ist. Das Fussstück, das etwa zylindrisch war, bot natürlich keine Schwierigkeit; die Gabelungsstelle machte es aber nötig, die Zeichnung auf einige Zonen zu verteilen. In Fig. 2 sehen wir daher unten das Fussstück als ein viereckiges Feld; die rechte und linke Seite davon passen nach Aufrollung aneinander. Dabei sind rechts diejenigen Teile punktiert gezeichnet, welche sich links ausgezogen wiederfinden und umgekehrt. Etwa mitten durch das Viereck geht ein Riss, der die Bruchstelle des Stückes darstellt. In derselben Weise finden wir ganz oben rechts und links die beiden Gabelzweige dargestellt. Dazwischen sind nun aber vier Teile in der Zeichnung, welche der Gabelungszone entsprechen; diese Teile würden durch Aufrollung nicht die Form des Objektes wiedergeben, ein jeder Teil gibt aber an sich die Oberflächenzeichnung des betreffenden Teiles des Objektes getreu wieder.

Das Fussstück der Verästelung zeigt nun deutlich eine Disposition der Blattnarben nach der Stellung 6 + 6, also nach derselben Stellung wie das erste Stammstück sie zeigte; der ungeteilte Stamm hat somit ganz oder grösstenteils

die Stellung 6 + 6 gehabt. Die beiden Gabeläste haben in den in Fig. 2 abgebildeten Teilen noch keine regelmässige Stellung erreicht, erst höher wird der linke Zweig die Stellung 8 + 8 (Tafel VII), der rechte 6 + 6 erhalten. Wie ist nun die Stellung in der Gabelungszone und darüber? Wir können dabei gleich bemerken, dass die Stellung so ist, wie es nach einer Anschlusstheorie auch sein muss; eine jede Blattnarbe liegt in einer Lücke oberhalb zweier anderer Narben; die Entfernungen von einer Narbe zu den beiden darunter liegenden sind überall etwa dieselben. Die Parastichen dagegen erweisen sich nicht als wesentlich; die Schrägzeilen erhalten sich bei den Übergängen ebensowenig oder ebensogut wie die Wirtel oder die Orthostichen.

Um die Verhältnisse etwas näher studieren zu können, habe ich die zwölf Orthostichen, welche in dem Fussstück vorhanden sind, durch ausgezogenen Linien hervorgehoben; des weiteren habe ich diese Orthostichen möglichst genau auf den beiden Gabelästen verfolgt und die neu dazwischen auftretenden Orthostichen ebenfalls angegeben; die Stelle, wo ein neuer Orthostiche auftritt, ist durch einen schwarzen Punkt angedeutet. So erkennen wir, dass auf den an der linken Seite angegebenen Gabelast die sechs linken Orthostichen des Fussstückes übergehen, und dass dazwischen an unregelmässig verteilten Stellen noch neun andere dazwischen auftreten, so dass wir schliesslich 15 Orthostichen haben und eine Blattstellung, welche sich einigermassen der Stellung 7 + 8 nähert. Ich will hier gleich bemerken, dass die Wahl der hier als Orthostichen angedeuteten Linien bisweilen etwas willkürlich ist und ebensogut anders getroffen werden konnte; wir hätten dann die neun schwarzen Punkte etwas anders verteilt bekommen, ihre Zahl wäre aber dieselbe geblieben.

Der siebente Orthostiche des Fussstückes, von links an gerechnet, führt an dem mit A bezeichneten Blatte empor.

Dieses Blatt liegt in ganz eigenartiger Lage genau in der Mitte zwischen den beiden Gabelästen; in der Figur 2 kommt dieses nicht zum Ausdruck, aber die Tafel V gibt davon ein gutes Bild. Wir sehen dort schräg von oben in den Sattel des Verästelungsstückes und sehen dort das Blatt A genau median liegen.

Dieser Orthostiche hört an der Stelle auf, die in Fig. 2 durch ein Viereck angedeutet worden ist.

Durch diese eigentümliche Lage ist in Fig. 2 dasselbe Blatt A auf nicht weniger als 4 Stellen gezeichnet worden. Rechts von diesem Orthostichen liegen nun in dem Fussstück noch fünf andere; der sechste ist der nämliche wie der erste an der linken Seite. Diese fünf gehen auf den rechten Gabelast über; dabei werden noch 8 neue Orthostichen gebildet, sodass deren Zahl auf 13 ansteigt; die Blattstellung nähert sich 6 + 7 und wird später in dem nicht abgebildeten Teil 6 + 6.

Was wir hier vor uns haben, kann nach den angeführten Tatsachen nichts anderes sein als eine normale Dichotomie, wie die Farne sie häufig aufweisen [1]). Das Blatt A ist dabei das Angularblatt; die Verteilung der Blätter entspricht ganz demjenigen, was bei einer Dichotomie auch sonst gefunden wird [2]); erst die Vergleichung mit den unten zu beschreibenden Fällen wird dann auch unsere Beobachtungen interessant machen können.

Bevor wir dazu übergehen können, müssen wir hier erst noch auf einige Punkte etwas näher eingehen.

Auf Tafel V ist mit W ein dicker Wulst angedeutet worden, der von dem Angularblatt ausgehend median durch den Sattel der Dichotomie läuft und auf Tafel VI

---

[1]) Man vergl. J. Velenovský, Vergleichende Morphologie der Pflanzen I Prag 1905, S. 242—254, wo auch die Literatur.

[2]) S. Schwendener, Mechanische Theorie der Blattstellungen, Leipzig 1878 S. 95—98.

an der anderen Seite in grösserer Ausdehnung zu erkennen ist. In Fig. 2 ist dieser Wulst in der Art der Gebirge auf Landkarten dargestellt worden; weil er genau im Sattel der Dichotomie liegt, kommt er an mehreren (4) Stellen vor. Die wahrscheinliche Bedeutung dieses Wulstes werde ich erst im II. Kapitel behandeln können, wenn wir die Verhältnisse mit dem Objekt von Tjibodas vergleichen können. Innerlich ist der Sattel der Dichotomie ganz normal ausgebildet; auf Tafel VII sehen wir denselben Teil wie den auf Tafel V und VI abgebildeten, nun aber von der Unterseite. Das Mark ist ganz entfernt worden (in dem trocknen Material ist das Mark zu unregelmässig zerrissenen Klumpen zusammengezogen), und wir sehen durch die teilweise vorhandene Röhre des Fussstückes, die in der Photographie natürlich in den untersten Teilen nicht scharf ist, hindurch. An der rechten Seite sehen wir in die unversehrte Röhre des einen Astes hinein, links ist der Ast abgebrochen. Das erste, was wir hier bemerken, ist, dass die Markkörper von Fussstück und Gabelästen sich ohne jegliche Einschnürung ganz aneinander angeschlossen haben müssen; die Verbindung der Gabeläste mit dem Fussstück ist also eine sehr vollkommene gewesen.

Was nach Entfernung des Markes noch übrig ist, ist die innere harte Bekleidung der Vaskulargewebe; in dieser Bekleidung sind überall zahlreiche Blattlücken als schmale Spalten (B) vorhanden. Die Kontinuität dieser Sklerenchymmassen ist in dem Sattel nicht gestört; wir finden dort nur eine einzige Blattlücke in seitlich medianer Stellung, die des Angularblattes. Diese Lücke (A) ist, zweifellos infolge der besonderen Lage, von abweichender Gestalt, nämlich gleichseitig dreieckig mit der kleinsten Seite nach oben.

Das zweite näher zu untersuchende Verhältnis ist die Blattstellung der höheren Teile der beiden Gabeläste. Von

dem einen gab ich schon an, dass 6 + 7 sich später in 6 + 6 umwandelte; die Übergangsstelle ist leider nicht konserviert worden. Von dem andern Ast, der 7 + 8 hatte, ist ein Abschnitt des höheren Teiles auf Tafel VII dargestellt worden; die Stellung ist dort 8 + 8, also achtgliedrig wirtelig. Auch hier ist die Übergangsstelle leider nicht konserviert worden; es ist jedoch sehr bemerkenswert, dass die beiden Gabeläste eine wirtelige Stellung erhalten, wie auch das Fussstück eine solche hatte; eine Erklärung dieser Tendenz zur Wirtelbildung habe ich noch nicht geben können [1]). An diesen beiden Gabelästen ist in ihren höheren Teilen aber noch ein anderer bemerkenswerter Umstand zu beobachten, dass nämlich die Blattinsertionen kleiner sind und einander viel näher liegen, als unten der Fall war. Wenn wir Tafel V und VI mit der unteren Figur von Tafel VII vergleichen, so ist der Unterschied sehr auffallend. An dem Gabelungsstück sind die Blattnarben durch ziemlich grosse freie Oberflächenteile von einander getrennt, und die Form der Narben ist augenscheinlich nur zum Teil von den angrenzenden Narben beeinflusst worden; auf Tafel VII sind die Narben nur durch schmale Zonen von einander getrennt (auf der Photographie durch die noch anhaftenden Spreuschuppen verdeckt) und die Form einer jeden Narbe ist augenscheinlich durch das Vorhandensein der benachbarten Narben etwa sechseckig geworden, statt wie unten verkehrteiförmig zu sein. Bemerkenswert ist noch dabei, dass durch die zahlreichen kleinen Unregelmässigkeiten in der Blattstellung, welche auf Tafel VII deutlich vorhanden sind, die Blattinsertionen einander nicht alle in derselben Weise beeinflusst haben; man vergleiche namentlich die Verhältnisse zwischen den benachbarten Blättern eines und desselben Wirtels. Zwei benachbarte Blattnarben

1) Vergl. diese Beiträge I, S. 281, 319.

sind bald durch die gegenseitige Beeinflussung durch deutliche vertikale Linien abgeplattet, bald auch haben zwei benachbarte Blätter einander nicht erreicht, indem die mit ihnen abwechselnden Blätter des höheren und des niedrigeren Wirtels zu weit zwischen ihnen vorgerückt sind. Dieses wechselt in demselben Wirtel mehrfach, je nach den räumlichen Verhältnissen.

Wir haben hier einen deutlichen Fall der allgemeinen Tatsache vor Augen, dass Vorhandensein oder Fehlen des Kontakts für die Blattstellung bedeutungslos ist, höchstens die Form der Blattinsertion ändern kann; dieser Fall war es, der mich veranlasste, die Blattstellungstheorie so umzugestalten, dass auch bei fehlendem Kontakt der Insertionen Anschluss an niedrigere Blätter möglich war.

Das Exemplar von Kaliwiro hat uns also gelehrt, dass bei diesen Baumfarnen in seltenen Fällen die sonst bei vielen anderen Farnen vorkommende Dichotomie des Stammes in der normalen Form auftreten kann. Die Lage der Gabeläste steht zur Blattstellung nur insoweit in Beziehung, dass an der einen Seite ein einziges Blatt genau in der Mitte zwischen den beiden Ästen steht. Des weiteren ist die Blattstellung dabei eine solche, wie es nur von einer Anschlusstheorie erklärt werden kann; das einzige Gesetzmässige in der Verteilung der Blätter in die Gabelungszone ist nämlich, dass ein jedes Blatt in der grössten Lücke zwischen zwei niedrigeren liegt. Die Vaskularmassen der Gabeläste und des Fussstückes gehen unvermittelt und ohne Einengung des Markkörpers in einander über: äusserlich wie innerlich ist die Verästelung eine sehr vollkommene.

Die Blattstellung ist noch insoweit bemerkenswert, als eine noch unerklärte, aber entschiedene Neigung zu wirteligen Stellungen besteht und dass die Form der Blattinsertion, welche an sich eine verkehrt eiförmige ist, durch Kontakt der Insertionen zu einer sechseckigen abgeplattet werden kann.

II. KAPITEL.

Objekt von Tjibodas.

Dieses Objekt ist dasselbe, das ich früher schon einmal abgebildet habe [1]), es war von mir im Jahre 1903 im Berggarten von Tjibodas gesammelt worden. Der Baum war dort schon vor meinem Besuch abgestorben; die Spezies ist nicht bestimmt worden.

Für die nähere Untersuchung wurde die grosse Menge Luftwurzeln, welche den Sattel der Dichotomie verdeckten, (siehe die zitierte Figur) entfernt; das Ergebnis ist auf Tafel VIII und IX zu sehen. Das ganze ist bei oberflächlicher Betrachtung dem vorigen Objekt sehr ähnlich; wir werden aber bei näherer Betrachtung bedeutende Unterschiede finden. Genau wie dort ist es aber zweifellos eine dichotome Verästelung. Auf Tafel VIII ist das Angularblatt wieder sehr deutlich; auf Tafel IX, welche das Objekt von der anderen Seite wiedergibt, liegt die Trennungslinie der beiden Gabeläste zwischen zwei Orthostichen. Ausser den beiden auf Tafel VIII und IX reproduzierten Aufnahmen habe ich noch zwei andere so angefertigt, dass möglichst gut alle Seiten des Objektes darauf standen; von diesen vier Bildern gibt Fig. 3 die wichtigsten Verhältnisse wieder. Die Umrisse und die Blattnarben sind darauf gezeichnet, die Blattnarben sind ausserdem durch Zahlen und Buchstaben angedeutet worden, sodass die ganze Blattstellung aus Fig. 3 zu erkennen ist.

---

[1]) Notiz über die Verästelung der Baumfarne, l.c Fig. 1.

Das Fussstück hat eine ziemlich unregelmässige Blattstellung, welche sich jedoch noch als 6 + 6 regelmässig beziffern lässt; es sind somit 12 Orthostichen vorhanden. Diese Orthostichen sind mit den Zahlen 1—12 belegt; die Blätter eines Orthostichen haben dann weiter alle dieselbe Zahl. Der 1. Orthostiche (Fig. 3, 1 und 4) hat nur zwei Blätter; das höchste ist schon das Angularblatt; die anderen Orthostichen gehen auf die beiden Gabeläste über. Zwischen und neben ihnen entstehen zahlreiche andere Orthostichen, welche die gleiche Bezeichnung erhielten wie der nächstliegende schon vorhandene mit Hinzufügung von R und L (rechts und links).

Der 8. und der 11. Orthostiche schwinden dabei schliesslich; auch von den neugebildeten setzen sich einzelne (4 L, 12 R) nicht weiter fort; das Ergebnis ist, dass der Ast rechts vom Angularblatt 12 Orthostichen hat, der linke 9. Der Ast rechts hat somit dieselbe Stellung 6 + 6 wie das Fussstück; der Unregelmässigkeiten wegen kostet es jedoch einige Mühe, einen sechszähligen „Wirtel" herauszufinden. Bei dem Fussstück stellen wir einen solchen Wirtel z. B. aus den folgenden Blättern zusammen: erstes Blatt des 1., 3., 5., 7., 9. und 11. Orthostichen, bei dem Ast rechts: höchstes Blatt von 2 LLL, 2 L, 3, 4 R, 6, 6 R. Der Ast links ist durch das Schwinden des 8. und 11. Orthostichen nicht regelmässig zu beziffern.

Bis soweit zeigt das Objekt also die grösste Analogie mit dem Objekt von Kaliwiro; die dichotome Verästelung und die Blattstellung sind genau wie dort. Ein bemerkenswerter Unterschied ist aber schon der Umstand, dass bei unserem jetzigen Objekt die einander zugewandten Seiten der Gabeläste über eine ganze Strecke frei von Blattnarben sind. Bei dem vorigen Objekt war in dem Sattel der Dichotomie nur ein verhältnismässig schmaler Wulst, der von Narben frei war; die Narben der beiden

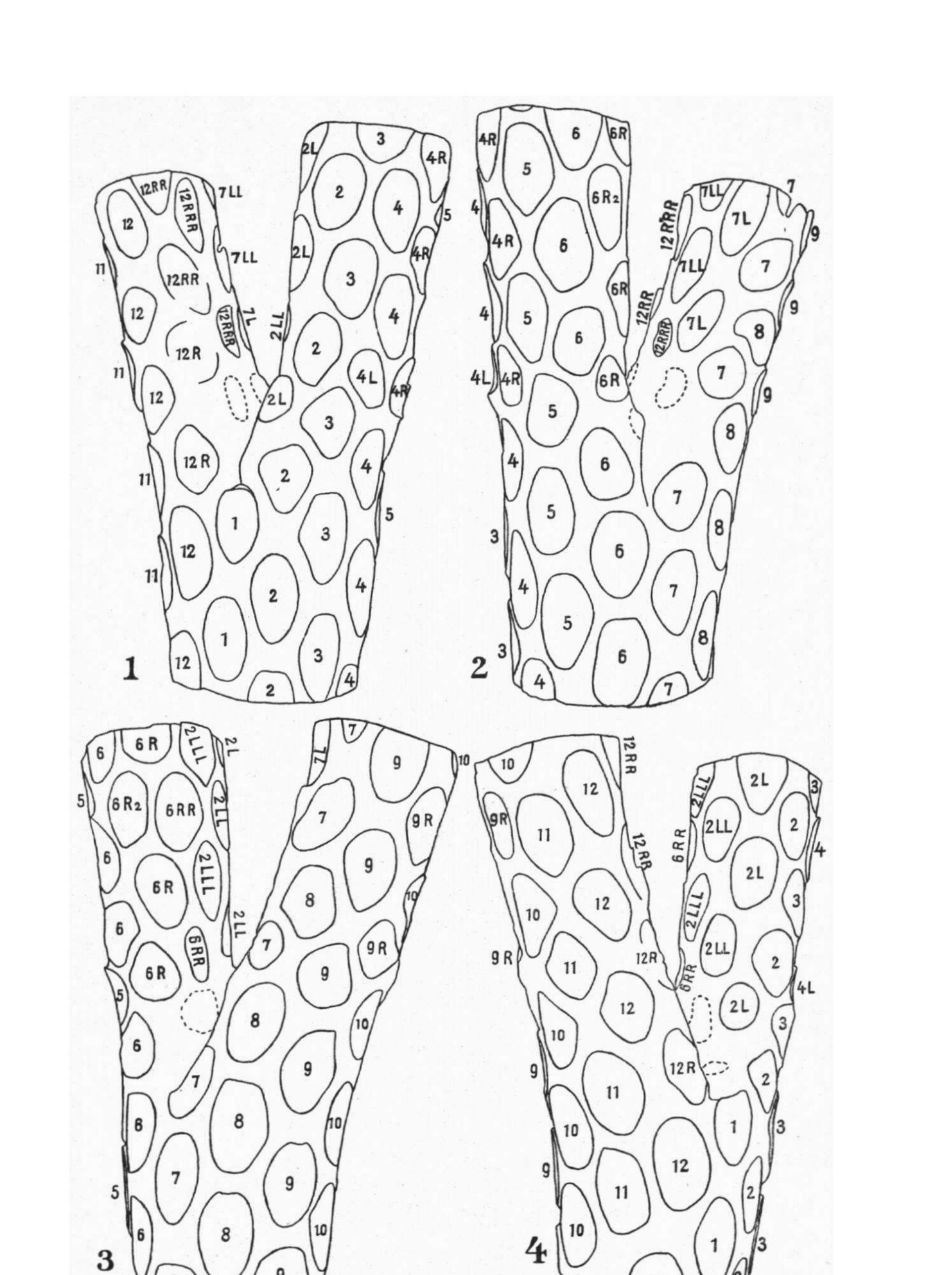


Fig. 3. Objekt von Tjibodas, Oberflächenzeichnung, $^{1}/_{6}$ nat. Gr.

Gabeläste näherten sich aber bis auf eine sehr geringe Entfernung. Dieses ist hier nun nicht der Fall, wie die Fig. 3 uns in allen vier Darstellungen erkennen lässt. Bei näherer Betrachtung sind jedoch an den leeren Teilen noch eigentümliche Stellen zu sehen, welche als niedrige Höcker mit unregelmässig runzeliger Oberfläche ein wenig hervorragen. Diese Stellen machten auf mich schon sofort den Eindruck, alsob es Anfänge zur Blattbildung, fehlgeschlagene Blätter wären; wir werden im weiteren noch sehen, dass auch andere Tatsachen ebenfalls nach dieser Richtung weisen.

In unserer Figur 3 sind diese „abortierten Blätter" mit einer punktierten Linie eingezeichnet worden; diejenigen von Fig. 3, 1 und 2 sind auf Tafel VIII und IX auch noch einigermassen zu erkennen.

Dass an diesen leeren Oberflächen die Blätter, oder wenigstens die ausgewachsenen Blätter, fehlen, ist nun nicht zufällig, sondern hängt damit zusammen, dass der Abschluss des Stammes im Sattel der Dichotomie fehlt. Wenn man das Verästelungsstück von oben her betrachtet, so sieht der Sattel der Dichotomie wie Fig. 4 aus; die beiden Gabeläste berühren einander an den beiden Seiten, in der Mitte dagegen ist ein grosser offener Raum W, der mit der harten Wurzelmasse ausgefüllt gewesen ist. Diese Wurzeln waren augenscheinlich von den höheren Teilen ausgehend in den Raum hineingewachsen, die Wand selber hat nämlich im auffallenden Gegensatz zu allen anderen Oberflächen des Stückes keine einzige Adventivwurzel und ebenso keine Spreuschuppen gebildet. Bei dem Herauspräparieren ergab sich deutlich, dass die ganze Wurzelmasse hier die Oberfläche nur lose

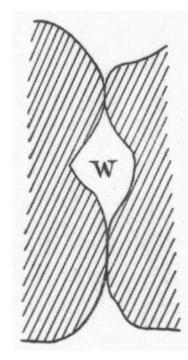


Fig. 4. Objekt von Tjibodas, Sattel der Dichotomie von oben her betrachtet.

berührte statt, wie sonst, durch die dort inserierten Wurzeln eine festere Verbindung mit der Oberfläche zu haben.

Dieser mit Wurzeln ausgefüllte Hohlraum reicht bis an die untere Fläche des Fussstückes in den Markkörper hinein, in der Form eines langgezogenen Trichters von elliptischem Querschnitt. Auf Tafel X, Fig. 1, ist in dem am meisten nach rechts abgebildeten Teil des Objektes dieser Trichter zu erkennen. Behufs näherer Untersuchung wurde nämlich das Verästelungsstück, das schon geborsten war (s. Tafel VIII und IX) ganz in zwei Stücke durchgebrochen; diese Stücke stehen auf Tafel X, Fig. 1, nebeneinander. Darunter, in Fig. 2, ist eine danach angefertigte Umrisszeichnung reproduziert worden, in der die bezeichnenden Buchstaben eingetragen worden sind. Das Mark wurde aus dem Fussstück herausgeholt; ganz links steht der zusammenhängende Teil, der aus dem linken Stück gekommen ist. Der Sattel der Dichotomie verblieb ganz an dem rechten Stück, und auch der grösste Teil des Trichters T, der dort leicht zu erkennen ist. An der unteren Schnittfläche des Objektes war der freie Raum des Trichters nur noch ein schmaler elliptischer Spalt von 25 mm Länge und 8 mm Breite; zweifellos wird der Spalt sich in dem nicht konservierten unteren Stammesteil bald geschlossen haben.

Um die Bedeutung dieser Trichterbildung, von der wir später noch ein zweites Beispiel werden kennen lernen, zu verstehen, ist es notwendig, den Bau dieser Teile etwas näher zu untersuchen. Auf Tafel X ist deutlich zu erkennen, dass ein Teil der Trichterwand T abgebrochen und an dem links stehenden Markteil zurück geblieben ist; in dem rechts stehenden Teil ist dadurch der Trichter geöffnet und ist die darin befindliche Wurzelmasse W zu erkennen. Wenn die Trichterwand eine normale Bekleidung mit einer Epidermis oder jedenfalls den normalen Hautgeweben besitzt, so müssen die Reste davon vielleicht

noch zwischen der Trichterwand und den Wurzeln erkennbar sein. Wenn wir nun ein Stückchen der Trichterwand in Wasser aufweichen und dann Präparate davon anfertigen, so können wir dabei Bilder wie in der oberen Figur auf Tafel XII erhalten. Wir sehen dort rechts noch einen Teil der Rinde einer Wurzel an dem Gewebe der Trichterwand anhaften; die Wurzelhaare der Wurzel sind deutlich zu erkennen. Wir sind somit fast ganz sicher, dass hier keine Gewebeschichten verloren gegangen sind. Eine Epidermis ist hier nicht besonders ausgebildet, wir finden zu äusserst etwa 2 oder 3 Zellschichten von sehr verschiedener Form und Grösse, alle jedoch mit nur wenig verdickten Zellwänden; Längsschnitte zeigen diese Schichten genauso wie Querschnitte, die Zellen sind also als parenchymatische zu bezeichnen. An manchen Stellen fehlen diese 2 oder 3 Zellschichten auch wieder ganz; auf Tafel XII ist dies ganz links deutlich zu beobachten. Innerhalb dieser Schichten sehen wir auf Tafel XII eine grössere Zahl von einigermassen plattgedrückten Zellschichten; diese Schichten ergeben sich auf Längsschnitten als aus nicht sehr langen Fasern bestehend; in anderen Schnitten sind diese Schichten gelegentlich nicht zusammengedrückt. Innerhalb dieser Fasern folgen (auf Tafel XII nicht zu sehen) mehrere unten noch zu erwähnenden Parenchymzelllagen, deren Zellen nachträglich stark verdickt sind; erst dann kommt das eigentliche dünnwandige Markparenchym.

Vergleichen wir diese Oberflächenschichte mit denjenigen der normalen Stammesteile, so finden wir ziemlich grosse Unterschiede. In einem dazu angefertigten Präparat fand ich keine Epidermis, eine aus Spreuschuppen und vielleicht Wurzelhaaren gebildete Masse bekleidete den Stamm. Etwas weiter nach innen kamen dann etwa 8 Zellschichten parenchymatischen Charakters mit mässiger Wandverdickung und grossen runden Tüpfeln; diese Schichten

liessen sich am besten den 2—3 oberflächlichen Schichten der Trichterwand vergleichen. Darauf folgten etwa 25 Schichten Parenchymgewebe mit stark verdickten Wänden mit Tüpfelkanälen, diese grenzten an der Innenseite schon an das gewöhnliche zartwandige Parenchym.

Wenn also der Unterschied zwischen den oberflächlichen Zellschichten der Trichterwand und den normalen Stammesteilen ein ziemlich erheblicher ist, so glaube ich dennoch annehmen zu dürfen, dass die Trichterwand ein verarmtes Hautgewebe des Stammes darstellt. Denn bei dem unten zu beschreibenden Exemplar von Sendoro war das normale Hautgewebe nahezu so wie dasjenige der Trichterwand hier, auch finden wir von Schütze [1]) für *Alsophila crinita* ein Hautgewebe beschrieben und abgebildet [2]), das dem hier betrachteten durchaus ähnlich ist. Nehmen wir also an, die Trichterwand sei ein verarmtes, aber sonst normales Hautgewebe der Pflanze.

In normalen Fällen sind wir immer gewohnt, unterhalb der Hautgewebe und der Rinde die Fibrovasalmassen der Baumfarne zu finden; beiderseits von starken Sklerenchymplatten begleitete Meristelen. Es war nun aus allgemeinen Rücksichten interessant zu wissen, in welcher Weise die Gewebemassen der einander zugekehrten Seiten der beiden Gabeläste ihren Abschluss nach unten fanden; das Objekt wurde deshalb, wie gesagt, entzwei gespalten.

Wenn wir nun Tafel X Fig. 1 näher betrachten, so ist es nicht sehr schwierig, sich darin zurechtzufinden. An der in der Umrisszeichnung mit 1 bezeichneten Stelle sehen wir eine grosse Xylemplatte, welche abgebrochen ist; der höhere Teil ist an dem linken Stück verblieben, der

[1]) W. Schütze. Zur physiologischen Anatomie einiger tropischer Farne, besonders der Baumfarne, Inaug. Diss. Berlin 1905 und Beiträge z. wiss. Botanik v. Fünfstück Abt. 2, V 1906.

[2]) l. c. Fig. 1.

niedrigere Teil, der unten noch wieder entzwei gebrochen ist, an dem rechten. Diese Xylemplatte war, wie sonst, äusserlich und innerlich von einer starken Sklerenchymplatte begrenzt (das Phloem und die übrigen weichen Gewebe sind natürlich nicht mehr zu erkennen). Die äussere Sklerenchymplatte (ä) ist in dem rechten Stück hinter dem Xylem zu sehen; unten bei 2 ist sie wieder abgebrochen, nach oben setzt sie sich an den beiden Seiten einer Blattlücke mit je einem Arm fort. Diese Blattlücke ist an dem linken Stück ebenfalls zu erkennen; es ist die Blattlücke des sich darüber befindenden ersten Blattes des Orthostichen 12 R R; die Narbe ist an dem linken Stück noch fast ganz zu sehen. Die innere Sklerenchymplatte i ist zumal links in grosser Ausdehnung zu erkennen, an dem rechten Stück sehen wir davon ebenfalls einen Teil.

Auf der Photographie ist deutlich zu sehen, wie die hier betrachtete Xylemplatte nach unten zu unvermittelt aufhören muss. Die beiden Sklerenchymplatten, die äussere und die innere, schliessen sich, wenigstens in den medianen Teilen des Gabelstückes, zusammen, sodass der Raum für die Meristele schwindet; von dem unteren Rande dieser Sklerenchymplatte gehen dann bloss noch einige Stränge s herunter. Wie weit diese Stränge herunterlaufen, ist nicht so leicht zu erkennen; jedenfalls sehen wir an dem links stehenden Markkörper noch einige dieser Stränge s eine Strecke heruntergehen.

An den beiden Seiten schliessen die Gefässbündel sich jedoch den übrigen Meristelen ganz an; die mit 1 angedeutete Xylemplatte sehen wir in dem rechten Stück rechts zwischen den Sklerenchymplatten nach unten verlaufen, und auch an der anderen Seite, in dem linken Stück rechts ist der Zusammenhang mit den normalen Xylemteilen sehr wahrscheinlich. Das ist hier aber deshalb nicht so leicht zu erkennen, weil in dem linken Stück eine ganz eigentümliche Fasermasse an der mit 3 angedeuteten Stelle liegt,

welche die darunter liegenden Gewebe vollständig verdeckt.

Diese merkwürdige Fasermasse, welche nicht zu den normalen Erscheinungen des Farnstammes gehört, ist auf Tafel XI in etwa natürlicher Grösse dargestellt worden. Um für die Aufnahme einen deutlichen Hintergrund zu erhalten, wurde ein Stück weisses Papier in die Markhöhle des linken Stückes hineingesteckt; dadurch sind die frei herablaufenden Stränge s hier besonders deutlich. Links oben sehen wir noch einmal die beiden schon erwähnten Sklerènchymplatten und ihre Vereinigung nach unten; weil die innere Platte der Länge nach gespalten ist, so hat es den Anschein, alsob diese innere Platte selbst in den Raum für die Meristele eindringt. Von dem Xylem sehen wir hier noch einige Stücke; um die Lage dieser und der übrigen Xylemteile deutlich zu machen, sind in Fig. 3 von Tafel X die Umrisse von Tafel XI verkleinert wiedergegeben worden und darin die Xylemteile schwarz gehalten. Die in dieser Fig. 3 als 1, 2 und 3 angedeuteten Xylemstücke sind normale dicke zusammenhängende Xylemplatten, wie sie sonst in den Meristelen vorkommen; auf Tafel XI sind sie auch deutlich zu erkennen. Anders ist es dagegen mit den als 4-8 bezeichneten Stücken; diese sind viel dünner, unregelmässiger und weniger zusammenhängend. Die Teile sind auf Tafel XI viel weniger gut zu erkennen; ihre etwas dunklere Farbe lässt sie weniger deutlich hervortreten. Die mikroskopische Untersuchung ergab jedoch, dass diese Teile aus denselben Elementen bestanden wie die normalen Xylemplatten. Diese abweichenden Xylemteile werden nun gerade von einer von dem Normalen abweichenden Sklerenchymmasse begleitet; das Sklerenchym ist nämlich ebenfalls durch zahlreiche Öffnungen so durchlöchert, dass es nur noch aus unregelmässig verschlungenen Bündeln besteht.

Durch Vergleichung der beiden Teilstücke, in die das Gabelungsstück gespalten worden ist, war es nun leicht

zu erkennen, dass diese merkwürdige Bildung unvermittelt unterhalb der Hautgewebe eines der blattlosen Teile der Gabeläste gelegen hat, und zwar so, dass ihre höchsten Teile gerade unterhalb eines der „abortierten" Blätter (in Textfig. 3, 2 dasjenige unterhalb des Orthostichen 7 L) kamen. Der Schluss liegt also sehr nahe, dass diese abnormen Xylem- und Sklerenchymteile die Reste der Blattspur des nicht ausgewachsenen Blattes sind. Darin werden wir noch bestärkt, wenn wir an dem Objekt — in den Photographieen ist dieses nicht zu sehen — eine ganz ähnliche Fasermasse an der anderen Seite des Stammes finden, unterhalb der Stelle wo äusserlich ebenfalls ein abortiertes Blatt zu erkennen ist (in Textfig. 3, 1 dasjenige unterhalb des Orthostichen 12 R R). Ob nun diese Blätter deshalb nicht ausgewachsen sind, weil ihre Blattspuren nicht hinreichend entwickelt waren, oder ob die Sache sich eher umgekehrt verhält, ist natürlich nicht zu sagen.

Was hier aber unser besonderes Interesse verdient, ist der Umstand, dass die hier beschriebenen abnormen Xylemteile nach oben und nach unten blind auslaufen. Die als 4 bezeichnete grosse Xylempartie war sicher nach oben nicht mit den anderen Xylemteilen des Stammes in Verbindung, weil die ganze eigentümliche Fasermasse dort lose vor dem äusseren Sklerenchymbelag der Vaskulargewebe lag; dass die als 5 und 7 bezeichneten Partien nach unten keinen Zusammenhang mit den normalen Xylemsträngen gehabt haben können, ergibt sich aus der Betrachtung von Tafel XI sofort.

Diese Teile können höchstens mit den spärlich vorhandenen markständigen Fibrovasalsträngen eine Verbindung gehabt haben, mit den peripheren Meristelen gewiss nicht. Die Bedeutung dieser Erscheinung für unsere Blattstellungstheorie werde ich im letzten Kapitel zu beleuchten versuchen.

Die Unterschiede zwischen den beiden bis jetzt betrach-

teten Objekten, denen von Kaliwiro und Tjibodas, liegen somit, wie wir gesehen haben, hauptsächlich darin, dass bei unserem jetzigen Objekt der Abschluss der Gewebe im Sattel der Dichotomie fehlt, dass wir dagegen eine in das Innere des Stammstückes weit hineinragende Trichterbildung haben und zweitens, dass die dem Trichter am nächsten liegenden Blätter abortiert sind.

Diese beiden Erscheinungen sind wahrscheinlich nicht unabhängig von einander, sondern auf eine einzige Ursache zurückzuführen. Wir können uns z. B. vorstellen, dass der Vegetationspunkt des Stammes vorhin von irgend einer Krankheit befallen war, welche ein weiteres Wachstum beeinträchtigte. Eines der jüngsten gesunden Blätter hat darauf durch Auslösung eines zur Dichotomie führenden Reizes reagiert; dadurch entstanden zwei neue Vegetationspunkte etwas seitlich rechts und links von dem alten, und das Blatt selbst wurde zum Angularblatt. Die beiden neuen Vegetationspunkte waren je an drei Seiten von gesundem Gewebe umgeben; den schon vorhandenen Verbreitungskreisen konnten sich dort neue ungestört anschliessen. Und weil die beiden neuen Vegetationskegel durch das in ihnen vorhandene Knospenagens die Stelle der Neubildung von Verbreitungskreisen und damit das Wachstum des Ganzen beherrschen, so wird das Ergebnis sein, dass an drei Seiten der Gabeläste die Blätter sich denjenigen des Fussstückes ungestört anreihen. Dasjenige Gebiet, das den Sattel der Dichotomie bilden soll, ist aber gerade der kränkelnde Teil; ob die Verbreitungskreise des Blattagens dort entstehen werden oder nicht, hängt von dem Krankheitsgrade ab. Wenn aber keine Blätter angelegt werden, so können auch keine Blattspuren und somit keine vaskularen Gewebe auftreten; wenn dann auch noch das Wachstum in diesen Teilen stark herabgesetzt wird, so muss eine tiefe Einsenkung zwischen beiden Ästen die Folge davon sein.

Ich will natürlich nicht behaupten, dass diese Schilderung in allen Teilen der Wirklichkeit genau entsprechen muss, ich halte es aber für die wahrscheinlichste Vorstellung, welche man sich von dem Vorgang machen kann. Dass der Reiz zur Dichotomie von dem Angularblatt ausgeht, und nicht vielmehr die Lage des Angularblattes durch das Auftreten der Dichotomie bedingt wird, liegt auf der Hand. Denn das Angularblatt, das bei diesen und allen anderen Dichotomien der Farne genau in der Mitte zwischen den beiden Gabelästen liegt, schliesst sich hier, wie sonst, nach unten in ganz normaler Weise den niedrigeren Blättern an.

Wie dem aber auch sein mag, jedenfalls haben wir die Tatsache, dass an den beiden einander zugewandten Seiten der beiden Äste Blätter entstehen, welche nicht wie sonst sich zwei der niedrigeren Blätter anreihen. Diese Blätter, die oben als abortierte Blätter beschrieben worden sind, sind in ihrer Lage höchstens nur an der einen Seite durch das Vorhandensein von Verbreitungskreisen anderer Blätter bedingt; nach der anderen Seite war es das für die Bildung von Verbreitungskreisen durch die Krankheit untauglich gewordene Gebiet, das ihre Ortsbestimmung veranlasste. Wenn man die abortierten Blätter nicht als Blätter betrachten würde, so gilt das hier gesagte natürlich unverändert für die darauf nach oben folgenden entwickelten Blätter. Diese Tatsachen sind für mich bei der Aufstellung der Hypothesen von grosser Bedeutung gewesen. Denn wenn die Lage eines Blattes allgemein durch die Lage von zwei niedrigeren, dem Blatte nicht angrenzenden Blättern bedingt wird, so kann dieses natürlich ganz gut dadurch veranlasst werden, dass den Parastichen in irgend einer Weise wirkliche Existenz zukommt, und das auf den Schnittpunkten dieser Parastichen Blätter entstehen. Dass ich diese Hypothese nicht angenommen habe, sondern zu derjenigen der Verbreitungskreise eines Blattagens über-

gegangen bin, geschah deshalb, weil in diesen Farnen deutlich Blätter vorhanden waren, welche nicht auf einen Schnittpunkt von zwei Parastichen lagen, sondern höchstens auf einem Parastichen.

Ich habe hier nun noch zwei Punkte zu nennen, in denen die Objekte von Kaliwiro und Tjibodas von einander verschieden sind.

Der erste Punkt bezieht sich auf das Mark. Wenn man von einem lebendigen Baumfarn ein Stammstück trocknet, so bleibt dabei von dem Mark nur sehr wenig übrig, es trocknet ein und zerfällt in mehrere Stücke. So war es auch bei dem Objekt von Kaliwiro; das von Tjibodas verhielt sich aber anders. Das Mark war hier nicht, wie sonst, weiss, sondern braun wie Torf, und eine etwa 3 mm dicke periphere Schicht war ganz tief schwarz. Diese Erscheinung hängt augenscheinlich damit zusammen, dass das Objekt erst umgehauen war, nachdem es schon längere Zeit eingegangen war; das Mark hat sich unter dem Einfluss der Absterbungserscheinungen verdickt, zumal in den den Vaskularteilen angrenzenden Schichten. Diese stark verdickten Parenchymzellen waren, wie bereits erwähnt, ebenfalls unter der Hautschicht der Trichterwand vorhanden; die Vaskularmassen fehlten dort, sodass das Mark sofort an das Hautgewebe grenzte. Auf Tafel X ist in Fig. 1 auch zu sehen, wie das Mark ein zusammenhängendes festes Ganze bildet, das seine Form genau einhält.

Der zweite hier noch zu erwähnende Unterschied zwischen den beiden Objekten ist wie der erste, obwohl er an sich sehr beachtenswert ist, für die Blattstellungslehre als solche weniger von Belang. Wenn wir die Bilder von Tafel V und VI mit denjenigen von Tafel VIII und IX vergleichen, so sehen wir, dass in diesem Fall die beiden Gabeläste nur wenig divergieren, einander unten sogar auf eine gewisse Strecke berühren, während

in jenem Fall die Äste sofort ziemlich weit auseinanderweichen. Die Erklärung dieses Unterschiedes muss meines Erachtens in den bei der Ausbildung der peripheren mechanischen Gewebe entwickelten Kräften gesucht werden.

Bei einem normalen unverästelten Stamm werden die Vaskularmassen mitsamt den sie begleitenden Sklerenchymmassen in der Form einer Kuppel mit Oberlicht ausgebildet; bei dem weiteren Wachstum werden sehr wahrscheinlich durch gegenseitig auf einander geübte Kraftwirkungen, die einzelnen, gebogenen Meristelen gerade. Bei den Gabelästen von dem Objekt von Kaliwiro waren nun ringsum solche mechanische Gewebemassen sofort an der Basis vorhanden; bei dem Objekt von Tjibodas dagegen nicht. Weil nun die beiden Gabeläste bei diesem letzteren Objekt augenscheinlich eine Strecke entlang gegeneinander gedrückt worden sind, die Gabeläste bei dem ersten Objekt an der Basis stark divergieren, so könnte man daraus ableiten, dass diese Kraftwirkungen zumal aus longitudinalen Druckbestrebungen in den mechanischen Geweben bestehen.

Wenn dieses so ist, so ist damit zugleich der eigentümliche Wulst, der das Objekt von Kaliwiro in dem Sattel der Dichotomie zeigte, erklärt.

Wahrscheinlich ist auch hier eine gewisse Zone, welche frei von Blättern war, gewesen; unter dem Einfluss der beiderseitigen Druckwirkungen, welche in dem Sattel aufeinander stiessen, ist diese Zone sozusagen plattgedrückt, und zum Wulst geworden.

Das vorige zusammenfassend sehen wir, dass das Objekt von Tjibodas die an dem Objekt vom Kaliwiro gemachten Erfahrungen im allgemeinen bestätigt. Ausserdem haben wir aber gesehen, dass, wahrscheinlich durch zu weit gehende Erkrankung des Gewebes des früheren Vegetationspunktes, der Abschluss der Gewebe im Sattel der Dichotomie mangelhaft werden kann. Dieses hängt mit einigen anderen Erscheinungen zusammen, welche zum

Teil für das theoretische Verständnis der Blattstellungslehre von grosser Bedeutung sind.

Diese Erscheinungen sind das Auftreten von Blättern, welche nicht auf dem Schnittpunkt zweier Parastichen liegen, und die Bildung von Vaskulargeweben unterhalb der abortierten Blätter in solcher Weise, dass diese Gewebe nach unten zu nicht mit anderen Vaskularmassen im Zusammenhang stehen. Schliesslich waren von den Kraftwirkungen, welche bei der Ausbildung des Stammes auftreten, einige Folgen zu sehen, welche uns von diesen Kraftwirkungen einiges aussagen konnten; auf die Blattstellungslehre hatte dies aber keine Beziehung.

III. KAPITEL.

Objekt von Sapoeran.

Das Objekt wurde im September 1905 von Herrn Dr. Koorders im Distrikt Sapoeran (Mittel-Java) entdeckt; es stand am Rande des Waldkomplexes Watoetoek im Dessagebiet Kalikadjar. Der Baum war kurz vorher eingegangen; an den Stämmen waren die vertrockneten Blattstiele noch vorhanden.

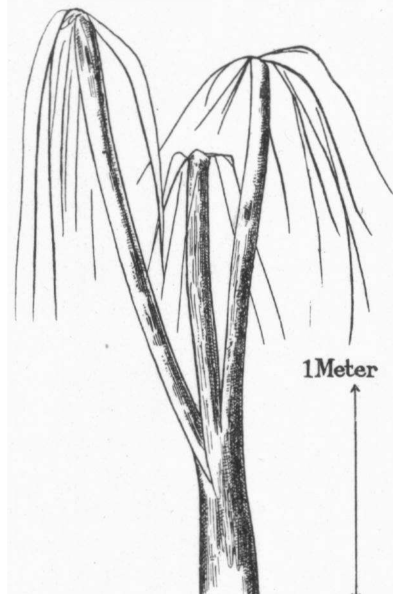


Fig. 5. Habitusskizze von dem Objekt von Sapoeran.

Nebenstehende Figur 5 ist eine Reproduktion einer von Dr. Koorders angefertigten Habitusskizze. Diese ist hauptsächlich deshalb merkwürdig, weil wir daraus erkennen, dass die drei vorhandenen Äste sich nach unten in regelmässiger Weise zu einem einheitlichen Stamm vereinigen. Betrachten wir dagegen Tafel XIII und XIV, wo das Verästelungsstück abgebildet ist, nachdem die Wurzelmasse entfernt worden war, so sehen wir dort, dass

die drei Äste sich nach unten stark verjüngen und nur mit verhältnismässig schmaler Insertion dem Hauptstamme entspringen.

Das Entfernen der besonders harten und festen Wurzelmasse war eine schwierige und langweilige Arbeit, namentlich war die Masse zwischen den Ästen nicht leicht zu entfernen. An der einen Seite war an dem Verästelungsstück schon von vornherein ein schräg durchgekappter Ast zu sehen; dieser stellte sich als der Hauptstamm heraus. (Tafel XIII).

Die gegenüberliegende Seite des Hauptstammes war dagegen unversehrt und von einer mächtigen Wurzelschicht bedeckt; diese Seite war nun merkwürdigerweise konkav statt konvex (Tafel XIV und XV) und war nicht mit Blattnarben besetzt. Diese Seite hatte auch keine einzige Adventivwurzel und keine Spreuschuppen entwickelt, sie war also in jeder Hinsicht denjenigen Stellen der Innenseite der beiden Gabeläste von dem Objekt von Tjibodas, welche ebenfalls keine Blattnarben führten, analog; auch innerlich fehlten im Stamme hier an der einen Seite die vaskularen Gewebe. Wir sehen das deutlich auf Tafel XV, wo das Objekt, von der Untenseite betrachtet, abgebildet worden ist. Der Querschnitt des Stammes, der ziemlich unregelmässig abgebrochen ist, ist durch die Konkavität der einen Seite etwa halbmondförmig; dass an der konvexen Seite ein Stück abgekappt worden ist, ist natürlich ebenfalls zu sehen. An dieser konvexen Seite sind nun, soweit sie nicht durch die genannte Abkappung beseitigt worden sind, deutlich die normalen Vaskulargewebe zu erkennen; zumal rechts ist dies deutlich, links ist es aber auch zu erkennen. An der konkaven Seite dagegen sehen wir nur ein dickes dunkles Hautgewebe, an das das Markparenchym sofort anschliesst.

Wir finden hier also die bei dem Objekt von Tjibodas gemachte Erfahrung bestätigt, dass wenn die Blätter an

irgend einem Stammteil fehlen, auch die dazugehörigen Vaskulargewebe nicht ausgebildet werden.

Man könnte deshalb erwarten, dass das hier gefundene Hautgewebe, das die blattlosen Teile des Hauptstammes bekleidet, dem Hautgewebe der Trichterwand des Objekts von Tjibodas ähnlich sein würde; die Untersuchung hat aber ein anderes ergeben. Die untere Figur auf Tafel XII gibt uns ein Bild eines Schnittes durch ein kleines Stück aufgeweichtes Hautgewebe mitsamt dem anhaftenden Markgewebe; Quer- und Längsschnitte zeigen keine Unterschiede. Auf dem dort wiedergegebenen Bild ist es deutlich, dass die verdickten Zellen, welche das Hautgewebe bilden, untereinander gleichartig sind und dass sie mit dem darunter liegenden Markgewebe in Zellgrösse und Form genau übereinstimmen; betrachten wir die beiden Zellenarten an den Schnitten etwas näher, so finden wir ganz ähnliche ziemlich grosse Zwickel in den Ecken, und zahlreiche kleine Tüpfel, welche in den verdickten Zellen als bisweilen verästelte Tüpfelkanäle zu beobachten sind. Die Bilder sind denjenigen des verdickten Markgewebes von dem Objekt von Tjibodas sehr ähnlich, und wir können daher kaum fehlgehen, wenn wir das ganze „Hautgewebe" als nachträglich umgeändertes Parenchym betrachten; die ganze Bildung wäre wohl in Analogie des Wundkorkes als Wundsklerenchym zu benennen. In dem hier abgebildeten Stück sind die Parenchymzellen ohne Formveränderung verdickt; an anderen Stellen sind sie jedoch vorher in radialer Richtung gestreckt worden. Weil die Parenchymzellen ziemlich gross sind (100—200 μ), so sind, wenn sie sich verdicken, die tiefschwarzen Zellen mit der Lupe sehr gut an den Bruchstellen des Hautgewebes zu erkennen; an vielen Stellen sind es nun schwarze zur Oberfläche meist senkrechte Palissaden. Durch die eigentümliche schwarze Farbe macht dieses Gewebe für das unbewaffnete Auge den Eindruck einer verkohlten Gewebeschicht.

In welcher Weise schliessen die vorhandenen Äste sich nun diesem eigentümlichen Fussstück an?

Ehe wir dieses untersuchen, bemerke ich zunächst, dass es unterhalb der drei grossen, sofort auffallenden Äste noch eine eigentümliche Bildung gibt, welche als vierter Ast betrachtet werden kann; wir finden diese Bildung an der Konkavseite des Fussstückes; auf Tafel XIV ist dieser „Ast" gut zu beobachten, ebenso auf Tafel XV. Die drei grösseren Äste stehen nicht alle drei gleich hoch; derjenige der auf Tafel XIV am meisten rechts steht, ist niedriger inseriert als die beiden anderen; diese beiden letzten sind dagegen gleich hoch gestellt. Die Weise, in der diese beiden Äste dem Hauptstamm entspringen, ist auf Tafel XIII sehr gut zu beobachten; zwischen den beiden dort dem Beobachter zugekehrten Ästen steht ein Blatt des Hauptstammes, genau so wie ein Angularblatt bei einer Dichotomie stehen muss. Wir können diese beiden Äste also sehr gut als durch Dichotomie entstanden betrachten. Wie verhält sich dieses aber bei den beiden niedrigeren Ästen?

Um uns das klar zu machen, betrachten wir zunächst die umstehende Textfigur 6, in der die Blattstellungsverhältnisse des Fussstückes dargestellt worden sind. Die gerade Linie rechts und links ist die Linie, nach der die Oberfläche aufgeschnitten gedacht ist; der mit B angedeutete Teil ist die blattleere konkave Oberfläche, der mit F angedeutete Teil ist der durch die Abkappung fehlende Teil. Die Blattstellung, welche in diesem letzteren Teil vorhanden gewesen sein wird, war noch leicht zu finden; die punktierten Kreisbogen stellen diese Blätter dar. Weil jedoch der untere Rand des blattleeren Teiles B nicht vorhanden war, so war eine Bezifferung der Organe nicht möglich; es sind nur die Blattnarben nach den Parastichen als o, m, m + n u.s.w. angedeutet worden.

Das Blatt 3m + 2n war nun das eben erwähnte

Angularblatt für die beiden höchsten Äste; diese Äste sind hier als III und IV angedeutet worden. Der kleine, sozusagen fehlgeschlagene Ast I war neben das Blatt m + n gestellt und hatte selber keine deutlichen Blattnarben; der Ast II stand in ähnlicher Weise neben dem Blatte 4 m + n. Vergleichen wir nun die Stellung dieser Äste mit derjenigen von den beiden höchsten Ästen, so ist die Übereinstimmung sehr gross. Ast III und IV stehen zu ihrem

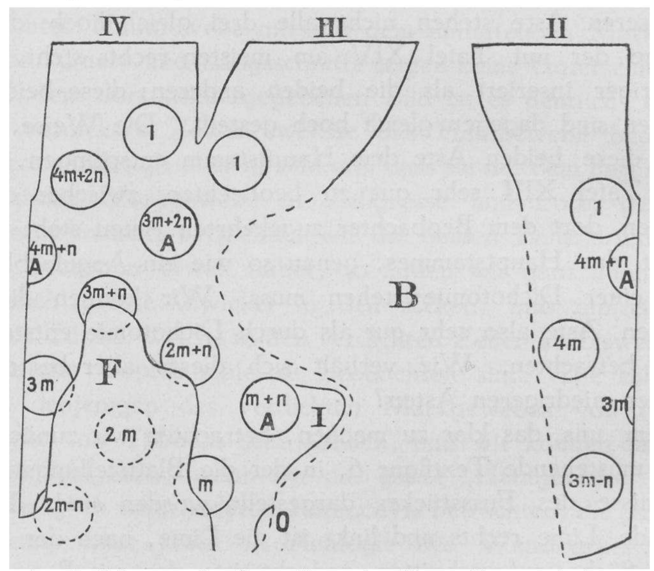


Fig. 6. Schematische Darstellung der Blattstellungsverhältnisse des Fussstückes.

Angularblatt 3m + 2n in demselben Verhältnis wie Ast II zu Blatt 4m + n und Ast I zu m + n; der Unterschied ist nur, dass, während das genannte Angularblatt in der Mitte zwischen zwei ebensogrossen Ästen steht, das Blatt 4m + n sich zwischen einem kleineren Ast und einem grösseren Komplex (die gemeinsame Basis von III und IV) befindet und das Blatt m + n zwischen einem fehlgeschlagenen Ast und der Fortsetzung des Hauptstammes

steht. Die Stellung von Ast I und II ist nach den bisherigen Auffassungen eine seitliche, die von III und IV eine durch Dichotomie bedingte. Wir erhalten aber stark den Eindruck, dass diese beiden Verästelungsweisen hier ineinander übergehen und dass sie durch den gleichen Vorgang bedingt werden, im Grunde also gleich sind.

Ich komme auf diese sehr wichtige Frage unten im letzten Kapitel ausführlich zurück, hier müssen wir aber noch die Blattstellung der Äste und ihren Anschluss an diejenige des Hauptstammes besprechen.

Der zweite Ast (auf Tafel XIII der hintere, auf Tafel XIV der rechte) hatte etwa $\frac{5}{13}$ Stellung; die Blattnarben stehen nicht miteinander in Kontakt; der Kontakt der Verbreitungskreise ist ein Kontakt der Hauptreihe gewesen, wahrscheinlich $2+3$ oder $3+5$. Um dieses zu verdeutlichen, gebe ich Fig. 7, welche nach Tafel XIV angefertigt worden ist. Der Hauptstamm und der Ast I sind weiss gelassen, die Äste II—IV sind in verschiedener Richtung schraffiert, mit Ausnahme der Blattnarben. An Ast II ist nun deutlich zu sehen, wie der Ort von Blatt 23 entweder durch 21 und 20 (System $2+3$) oder durch 18 und 20 (System $3+5$) bedingt gewesen sein muss. Das erste Blatt dieses Astes ist nur in Fig. 6 zu sehen, es steht in der Nähe des Angularblattes $4m+n$; die weiteren Blätter des Astes sind in Fig. 6 nicht angegeben worden. Wenn man die Basis von Ast II nun genau betrachtet, so finden sich dort noch einige etwas verdickte, unregelmässig warzige Stellen, welche den Eindruck machen, alsob dort abortierte Blätter vorhanden sind. Versuchen wir diese Blätter in die Bezifferung der höheren Blätter einzureihen, so finden wir, dass diese Stellen die Zahlen o, -3 und -1 erhalten müssen; auf Tafel XIV ist die Stelle -1, welche auch in Fig. 7 angedeutet worden ist, noch einigermassen zu erkennen. Weil diese Auffassung als abortierte Blätter durch die — später ausgeführten —

Beobachtungen an dem Objekt von Tjibodas sehr viel an Wahrscheinlichkeit gewonnen hat, so zögre ich nicht, die beobachteten Stellen als solche fehlgeschlagenen Blätter zu beschreiben.

Der Ast III hatte dieselbe Blattstellung 2 + 3 oder 3 + 5, vielleicht sogar bisweilen 5 + 8, der Ast war mit dem vorigen homodrom und zeigte keine abortierten Blätter.

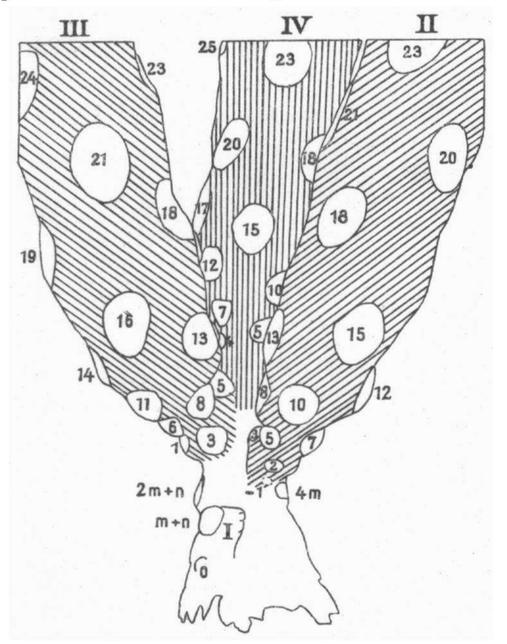


Fig. 7. Blattstellungsverhältnisse der Äste.

Der vierte Ast hatte eine ähnliche, aber mit den vorigen Stellungen antidrome Anordnung der Blätter; beide Äste, III und IV, kehrten ihr erstes Blatt dem gemeinschaftlichen Angularblatt zu (Fig. 6). Abortierte Blätter an der Basis fehlten, dagegen ist es sehr merkwürdig, dass Blatt 2 dieses Astes ganz fehlte, sodass an seiner Stelle keine einzige Spur eines Blattes zu finden war. Wenn man auf

Fig. 7 den Parastichen 17, 12, 7 nach unten verfolgt, so hätte dort 2 liegen müssen; das einzige, was wir sehen ist aber, dass die Blätter 4 und 5, welche sich darüber entwickeln mussten, einander viel mehr genähert sind, als sonst der Fall sein würde. Der Parastiche 20, 15, 10, 5 macht daher einen Knick bei 10, ebenso wie 10, 7, 4 sich bei 7 umbiegt. Bei den höheren Blättern finden wir dagegen fast gar keine Abweichung der regelmässigen Stellung; 20 steht noch etwas zu niedrig, 25 aber nicht mehr. Ich glaube daher, dass an der Stelle von Organ 2 sich zwar ein Verbreitungskreis entwickelt hat, dass das Blatt selber aber abortiert ist. Weil dadurch für die Bildung der benachbarten Blätter und ihrer Vaskularmassen ein übermässig grosser Raum vorhanden war, so sind 4 und 5 einander genähert und sind auch die höher gestellten Blätter 10 und 15 etwas weniger emporgewachsen; auf die noch höheren Blätter hat die Anomalie aber selbstverständlich keinen Einfluss gehabt. Wenn dagegen Blatt 2 nicht abortiert wäre, sondern wirklich fehlte, wenn also an der Stelle kein Verbreitungskreis gebildet worden wäre, so hätte dieses auf die Stellung der höheren Blätter tiefgreifenden Einfluss ausüben müssen.

Sind also die Stellungen der Blätter an den drei grossen Ästen — von den abortierten Blättern abgesehen — etwa dieselben, so ist die Weise, in der sie sich den Blättern des Hauptstammes anschliessen, nicht ganz gleich. Von einem Folgen der einzelnen Parastichen des Hauptstammes auf den Ästen, wie bei den beiden vorigen Objekten, ist hier, wo die Zahl der übrig gebliebenen Parastichen eine so geringe ist, und wo ausserdem die abortierten Blätter störend eingreifen, nicht die Rede; bemerkenswert bleibt jedoch der Umstand, dass die beiden links von ihrem Angularblatt stehenden Äste (II und IV) antidrom sind.

Wenn wir die an diesem Objekt gemachten Beobachtungen in ihrer Gesamtheit überblicken, so taucht die Frage

auf, wie wir uns den Ursachenkomplex zu denken haben, der diese Erscheinungen bedingt hat.

Wir können dann zunächst sagen, dass der Baum in einem noch jugendlichen Stadium durch irgend eine Krankheit befallen sein muss, welche dem Vegetationskegel an seiner einen Seite sehr stark geschadet hat, so stark, dass die Bildung von Blättern an dieser Seite nicht mehr möglich war. Wahrscheinlich ist darauf von mehreren Blättern der Reiz zur Dichotomie ausgegangen, einmal von dem als $m + n$ angedeuteten Blatt, einmal von $4m + n$ und einmal von $3m + 2n$. Der erste Versuch zur Dichotomie, von $m + n$, ist gescheitert, weil der eine Ast keine Blätter hervorbrachte und sich somit nicht weiter entwickelte; der andere Ast war die Fortsetzung des Hauptstammes. Der zweite Versuch gelang besser; der dritte, endlich spaltete den übrig gebliebenen lebensfähigen Teil des Vegetationskegels in zwei gleiche Teile. Durch die sehr starke Schädigung der ganzen Pflanze waren die drei Äste anfangs ziemlich dünn; alsbald wurden sie aber alle drei bedeutend dicker, sodass die Krankheit augenscheinlich nach einiger Zeit völlig überwunden gewesen sein wird.

Es ist nun natürlich sehr gut möglich, dass schon eher ein Versuch zur Dichotomie gemacht worden ist, und dass der oben beschriebene blattlose Teil schon dem Sattel einer Dichotomie entspricht; weil der Stamm nicht ganz konserviert ist, ist das nicht mehr festzustellen; für wahrscheinlich halte ich es aber nicht.

Theoretisch sind unsere in diesem Kapitel beschriebenen Beobachtungen nach folgenden Richtungen hin von Bedeutung. Erstens bestätigen sie uns einige an den vorigen Objekten gemachte Erfahrungen, nämlich die Existenz der teilweise noch erkennbaren abortierten Blätter, und die Tatsache, dass, wo die Blätter fehlen, auch die Vaskulargewebe nicht ausgebildet werden.

Zweitens haben wir hier einen eigentümlichen Übergang

zwischen Dichótomie und seitlicher Verästelung gefunden, welche ohne nähere Vergleichung mit anderen Objekten ihrer morphologischen Bedeutung nach noch nicht zu würdigen ist und von welcher im letzten Kapitel noch ausführlich die Rede sein wird.

IV. KAPITEL.

Objekt von Sendoro.

Dieses Objekt wurde von Herrn Koorders in einer alten Wildholzkultur Poesoeng Malang am Rande einer Cinchona-Pflanzung bei Anggong Gondok auf dem Goenoeng Sendoro entdeckt; Fig. 8 ist eine Reproduktion einer von Dr. Koorders gemachten Habitusskizze.

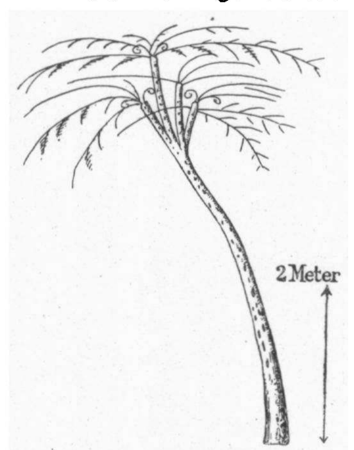


Fig. 8. Habitusskizze des Objektes von Sendoro.

Wie von dem Objekt von Kaliwiro wurde auch hier von Herrn Dr. Koorders Herbariummaterial gesammelt, deren spätere Bestimmung durch Herrn van Alderwerelt van Rosenburgh ergeben hat, dass dieses Exemplar der nämlichen Art und Varietät angehörte wie jenes, nämlich *Alsophila glauca* Sm. var. *setulosa* Hassk. [1]).

Die höheren Teile des Stammes mit den Verästelungsstellen wurden im September 1905 gesammelt und auf meine Bitte von Herrn Koorders nach Buitenzorg geschickt; Prof. Treub war dann so freundlich die einzelnen Stücke in

[1]) Vgl. Koorders—Schumacher, l. c. § 2 a.

Alkohol konservieren und weiter nach Holland besorgen zu lassen. Für die Untersuchung könnte es nämlich vorteilhaft sein, auch das Innere des Stammes noch beobachten zu können; ich hatte deshalb gebeten, eines der Exemplare in Alkohol zu konservieren.

Fig. 8 zeigt uns schon, dass das hier betrachtete Objekt

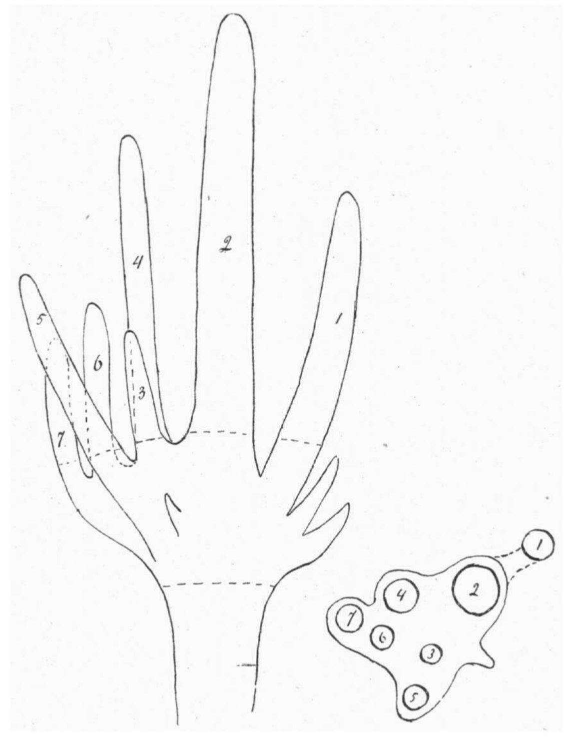


Fig. 9. Bezeichnung der Lage der verschiedenen Äste.

reicher verästelt war als die vorigen; noch besser geht dieses aus Fig. 9 hervor. Für die Konservierung musste das Objekt natürlich in einige Stücke zerlegt werden: in Buitenzorg wurde dabei Fig. 9 angefertigt zur Erleichterung der Bezeichnung der Stücke. Wir sehen dort, dass

nicht weniger als 7 grössere Äste und einige kleinere dem Stamm in etwa derselben Höhe entspringen. Von den grösseren Ästen wurden die höheren Teile abgesägt und getrennt für sich konserviert, während von dem Stamm unterhalb des Verästelungsstückes noch zwei Teile ebenfalls bewahrt geblieben sind. Einer der sieben Äste, der grösste (2 in Fig. 9) stellte sich später als die Fortsetzung des Hauptstammes heraus. Weil der abgetrennte höhere Teil seiner Länge wegen noch wieder in drei kleinere Stücke zerteilt worden war, so hatte ich von dem Hauptstamm sechs aneinander anschliessende Stücke; die Längen dieser Stücke waren, von unten gerechnet 40, 20, 33 (das Verästelungsstück) 75, 48 und etwa 11 cm (der abgeschätzte Stammteil in dem Endstück mit dem Vegetationskegel). Insgesamt war also von dem Hauptstamm 2,27 m konserviert. Diese sechs Stücke werde ich im Folgenden als Stück A, B, . . F andeuten. Für die Untersuchung war es natürlich wieder notwendig die meisten Teile aus der umhüllenden Wurzelmasse herauszupräparieren; die Metamorphose, welche das Verästelungsstück dabei erfahren hat, geht aus der Vergleichung von Fig. 9 mit Tafel XIX genügend hervor.

Stück A. Das niedrigste Stück A, das von einer Verästelung noch keine Andeutung zeigte, ist nicht auf den Tafeln abgebildet worden; seine Oberflächenzeichnung habe ich aber in ähnlicher Weise wie bei dem grossen Stück von Kaliwiro mittelst Karbonpapier auf ein Papier übertragen; Fig. 10 ist eine verkleinerte Reproduktion davon. Wir sehen dort eine spiralige Blattstellung ohne Kontakte; die Verbreitungskreise müssen aber den Kontakt 4 + 5 gehabt haben; die Blattnarben lassen sich leicht nach 4 + 5 beziffern. Ganz regelmässig ist die Stellung nicht, da z. B. Blatt 8 niedriger liegt als 7, 17 niedriger als 16, 22 niedriger als 20 und 21, während dagegen die Blätter 11, 16 bezw. 20 bedeutend höher liegen als 10,

15 bezw. 19. Die 4- und 5-zähligen Parastichen sind jedoch hinreichend regelmässig ausgebildet.

Die Narbe von Blatt 26 ist in Fig. 10 anders als die anderen dargestellt worden; an dem Objekt war nur der rechte untere Teil der Narbe normal ausgebildet, der sonstige Teil aber war nicht zu erkennen, weil sich dort eine grosse Wundstelle zeigte. Diese Stelle ist in Fig. 10 schraffiert dargestellt worden. Der normale Teil zeigte in üblicher Weise die Fibrovasalstränge; es ist somit ein

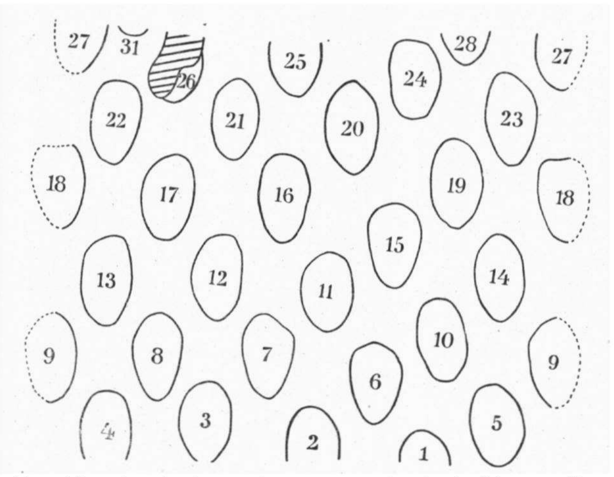


Fig. 10. Oberflächenzeichnung von Stück A, $^1/_7$ nat. Gr.

Blattstiel zweifellos vorhanden gewesen, wahrscheinlich ist dieser aber sehr früh teilweise erkrankt oder zerstört. Weshalb diese Verwundung hier als sehr wichtig zu betrachten ist, werden wir sofort sehen.

Stück B. Das zweite Stück ist auf den Tafeln dreimal abgebildet worden, auf Tafel XVI und XVII von zwei gegenüberliegenden Seiten, auf Tafel XVIII von unten her gesehen. Das Stück, das anfangs ganz normal und einheitlich aussah, stellte sich, nachdem es freipräpariert worden war, als ein sehr eigentümliches Stück heraus,

indem es an der einen Seite eine nicht gelungene Verästelung zeigte. Auf Tafel XVI sehen wir rechts einen kleineren, nicht weiter ausgewachsenen Gabelast, links einen grösseren, der sich ganz in die Verlängerung des Fussstückes gestellt hat; zwischen den beiden Ästen ist, ganz wie in den vorigen Fällen, ein Angularblatt deutlich zu erkennen.

Tafel XVII zeigt dasselbe Stück von der anderen Seite, und wir sehen dort, dass zwei Blattnarben, rechts und

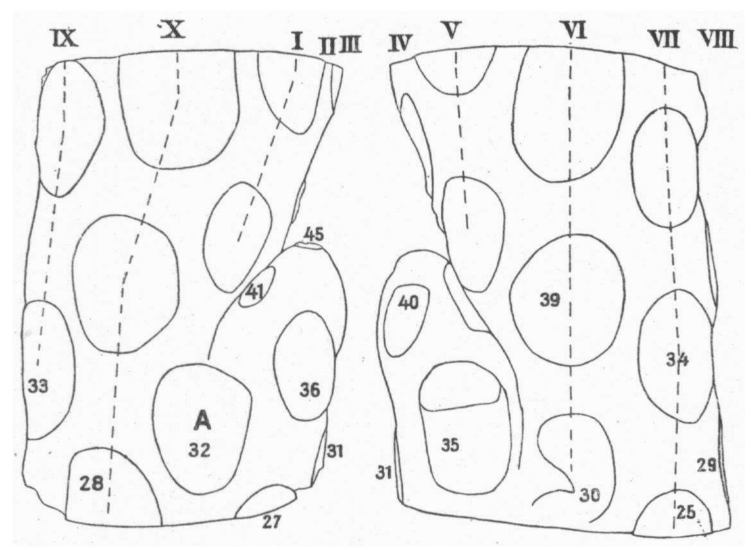


Fig. 11. Blattstellungsverhältnisse von Stück B.

links von dem unteren Ende der Spalte zwischen den Ästen, nicht normal ausgebildet worden sind, sondern dass hier eine ähnliche Krankheitsstelle vorhanden ist, wie bei Stück A beschrieben wurde. Die Weise in der Stück A und B aneinander passen, ist aus Fig. 11 zu erkennen. In Fig. 11 sind die Umrisse von Tafel XVI und XVII in verkleinertem Massstabe wiedergegeben wor-

den, die unteren Blätter sind dabei in Anschluss an Fig. 10 beziffert worden.

Das Blatt 26, das dort nicht normal ausgebildet war, hat unten zwischen den Blättern 35 und 30 gelegen; es lag also gerade unterhalb der Spalte zwischen den beiden Ästen.

In Übereinstimmung mit den in den vorigen Kapiteln entwickelten Ansichten können wir uns hier die Verhältnisse so zurechtlegen, dass im Vegetationskegel, etwa an der Stelle des Blattes 26, sich irgend ein schädlicher Einfluss bemerkbar gemacht hat; dass dann das um etwa 120° seitlich entfernte Blatt 32 dadurch zur Einleitung einer dichotomischen Verästelung geführt wurde. Bei dieser Verästelung verblieb das erkrankte Gebiet an dem einen Ende des Sattels der Dichotomie; die beiden Äste waren an dieser Seite noch teilweise erkrankt (Blatt 30 und 35). Der eine Ast hat dann, entweder weil er noch zu sehr von der Krankheit beeinträchtigt war, oder aus anderen Gründen, sein Wachstum nicht fortsetzen können; er hat keinen Vegetationskegel ausgebildet. Der andere Ast, der etwa zwei Drittel des alten Vegetationskegels erhalten hatte, hat sich ganz in der Verlängerung des Fussstückes fortbilden können.

Mit dieser Auffassung stimmt auch die Tatsache, dass hier wieder, gerade wie bei dem Objekt von Tjibodas, und in Abweichung von dem Objekt von Kaliwiro, im Sattel der Dichotomie gar kein Abschluss stattgefunden hat; zwischen den beiden Ästen war ein mit Wurzeln vollgewachsener Trichter, durch den man auf Tafel XVIII hindurchsieht. Auf Tafel XVIII hat es den Anschein, alsob der Trichter unten weiter ist als oben, dass es also ein verkehrter Trichter ist. Dieses ist aber nur dadurch entstanden, dass zwischen dem Zersägen des Baumes und dem Konservieren in Buitenzorg einige Zeit vergangen ist, während der das Gewebe teilweise eingetrocknet und ge-

zogen ist. Die den Trichter ausfüllende Wurzelmasse war aber nicht im mindesten gezogen; der Sägeschnitt dieser Wurzelmasse lag noch vollkommen in derselben Fläche wie derjenige der Vaskularmassen des Stammes; die Trichterwand war dagegen bedeutend gezogen, wie auch Tafel XVIII, obwohl die Wurzeln entfernt worden sind, doch noch erkennen lässt. Aus der Wurzelmasse, welche gewissermassen einen genauen Ausguss der Trichterhöhle bildete, war zu erkennen, dass die spaltförmige, oben etwa $6^1/_2$ cm breite Trichterhöhle in der Schnittfläche nur noch 4 cm breit war und nur noch 0,4 cm dick. (drei cm höher noch 1,5 cm dick.)

An Stück A war die nur einige mm tiefe Fortsetzung des Trichters ebenfalls zu erkennen.

Bei dem Objekt von Tjibodas haben wir ausführlich untersucht, in welcher Weise die Meristelen der Blätter, welche an den einander zugewandten Seiten der Gabeläste gestellt waren, nach unten zu aufhörten; eine derartige Untersuchung habe ich hier nicht ausgeführt. Jedenfalls macht Tafel XVIII uns aber klar, dass die beiden Gabeläste um den Trichter herum keine Vaskularmassen ausgebildet hatten; wir finden auf Tafel XVIII die Trichterwand unvermittelt vom Markparenchym umgrenzt.

Nach dem bei dem Objekt von Tjibodas gefundenen lag es nahe, die Trichterwand anatomisch zu untersuchen; diese Untersuchung hat ergeben, dass die Trichterwand hier kein schwach entwickeltes Hautgewebe war, sondern ein echtes Wundsklerenchym. Die Zellen dieses Sklerenchyms sind augenscheinlich wieder aus normalen Parenchymzellen hervorgegangen, unter dem Einfluss des Wundreizes. Die 100—150 μ grossen rundlichen zartwandigen Parenchymzellen sind dabei erst alle in zur Oberfläche senkrechter Richtung ausgedehnt, bis z. B. 500 μ; manche von ihnen haben dabei eine Teilung erfahren. Die Wanddicke ist für eine einzelne Wand

20—40 μ; die Tüpfel sind wieder in lange schmale Kanäle umgewandelt.

Wahrscheinlich ist also die Krankheit bei unserem jetzigen Objekt schwerer gewesen als bei dem Objekt von Tjibodas; die hier vorkommenden abnormen Blattnarben sowie der Abschluss des Sattels durch Wundsklerenchym statt durch ein Hautgewebe weisen beide daraufhin.

Die abnorme Blattnarbe 35 auf dem nicht ausgewachsenen Gabelast ist nur in seinem oberen Teil normal und mit Narben von Fibrovasalsträngen versehen, der untere Teil ist jedoch von einer eigentümlichen, vorstehenden, warzigen Masse verdeckt, welche bei anatomischer Untersuchung aus verdickten Zellen besteht, die dem Wundsklerenchym ähneln, aber viel kleiner sind (etwa 50 μ, die gedehnten Formen bis 200 μ lang, 40—50 breit.) Das andere abnorme Blatt, 30, ist an der rechten Seite normal, links aber zeigt es ein ziemlich tiefes Loch, das mit Wurzeln ausgefüllt war und somit schon während des Lebens des Baumes entstanden ist. Ein ähnliches Loch war noch rechts von Blatt 31 vorhanden.

Alle diese abnormen Blätter sind also merkwürdigerweise teilweise normal; dass Blattstiele vorhanden gewesen sind, ist nicht anzuzweifeln. Wahrscheinlich sind aber auch diese Blattstiele nur einseitig gesund gewesen.

Die Blattstellungsverhältnisse der beiden Gabeläste schliessen sich denjenigen der vorigen Objekte genau an; die auf dem Fussstück vorhandene Basis wird auf den beiden Ästen nach den gewöhnlichen Prinzipien weiter fortgesetzt. Auf dem kleinen Gabelast stehen dabei nur wenige Blätter, die nach den vorhandenen Parastichen des Fussstückes als 35, 36, 40, 41 und 45 bezeichnet werden könnten. Letztgenanntes Blatt, 45, steht in eigentümlicher Stellung so, dass die Basis der Narbe höher steht als der dem Trichter zugekehrte Gipfel der Narbe; die Orientierung der Gefässteile in der Narbe ist aber nicht geändert.

Der andere Gabelast, auf dem 5 von den vorhandenen 9 Orthostichen des Fussstückes übergehen, hat an der Sattelseite unter einseitigem Anschluss an die niedrigeren Blätter 5 neue Orthostichen ausgebildet, sodass deren Zahl sich nunmehr auf 10 beläuft; diese sind in Fig. 11 mit römischen Ziffern bezeichnet und teilweise durch punktierte Linien hervorgehoben. (I—V sind die neuen, VI—X die alten Orthostichen).

Eine Bezifferung der Narben nach 4 + 5 ist dadurch nicht mehr möglich; eine solche nach 5 + 5, welche bei zehn Orthostichen sonst leicht möglich wäre, ist durch vorhandene Unregelmässigkeiten ebenfalls nicht gut durchzuführen.

Im zweiten Kapitel, über das Objekt von Tjibodas, habe ich darauf hingewiesen, dass die beiden Gabeläste dort viel weniger stark divergierten als bei dem Objekt von Kaliwiro, und dass dieses wahrscheinlich seine Erklärung darin finden muss, dass die sich ausbildenden Meristelen longitudinale Druckwirkungen ausüben. Bei unserem jetzigen Objekt ist es nun wieder sehr auffallend, dass die beiden Äste einander etwa parallel sind und dass der schwächere Ast deutlich dem stärkeren angedrückt ist (vergl. Tafel XVII). Dass der stärkere Ast die Verlängerung des Fussstückes bildet, ist auch ganz einleuchtend, weil der Ast auf mehr als die Hälfte des Umkreises des Fussstückes aufgesetzt ist; wenn derartige longitudinale Druckwirkungen existieren, so mussten diese den Ast genau so richten, wie er auch gestellt ist.

Stück C. Das am reichsten verästelte Stück C, das auf Tafel XIX und XX abgebildet worden ist, ist vielleicht das merkwürdigste Stück der ganzen Sammlung. Um die Verhältnisse näher beleuchten zu können, habe ich wieder Umrisszeichnungen nach den beiden Tafeln hergestellt, welche in Figur 12 reproduziert worden sind. Die Blattstellung des Hauptstammes war auf Stück B in den höheren

Teilen eine solche mit zehn Orthostichen; diese Orthostichen lassen sich auch hier verfolgen und sind wie dort durch die Zahlen I—X angedeutet worden. Die Stellung ist jedoch nach wie vor mehr oder weniger unregelmässig, sodass die fünfzähligen Wirtel, welche man abzählen könnte, nicht sehr deutlich hervortreten. Die Unregelmässigkeiten werden schliesslich so gross, dass in der oberen Hälfte zwischen X und I ein überzähliges Blatt auftritt, das mit XI bezeichnet worden ist (Fig. 12 A); dieser elfte Orthostiche behauptet sich nach oben in Stück D nicht.

Ist also die Blattstellung dieses Stückes an sich nicht besonders bemerkenswert, so ist dagegen die Bildung einer grossen Zahl von Seitenästen um so merkwürdiger. Diese Äste, welche grossenteils mit verhältnismässig sehr dünnen Insertionen dem Hauptstamm entspringen, waren alle in der besonders harten Wurzelmasse eingebettet, und erst die Präparation brachte die Verhältnisse ans Licht. Nur an einer Stelle habe ich mit Rücksicht auf die Festigkeit einen Teil der Wurzelmasse gespart; dieser Teil ist auf Tafel XIX und besser noch in Figur 12 A als eine Brücke zwischen dem dort nach vorn stehenden Ast und dem Hauptstamm zu sehen (in Fig. 12 schraffiert).

Die Äste oder die Knospen — denn am Hauptstamm finden sich ebenfalls mehrere unausgetriebene Knospen — sind an verschiedenen Seiten des Stammes entwickelt; ich werde die verschiedenen Orthostichen des Hauptstammes, an denen sich Seitenäste entwickelt haben, je nacheinander behandeln. Bevor ich dazu übergehe, möchte ich jedoch einiges sagen von der mutmasslichen Ursache der sonst bei Baumfarnen so seltenen Verästelung. Wahrscheinlich ist diese hier dadurch entstanden, dass, nachdem durch die Erkrankung eines Teils des Vegetationskegels das Blatt 32 zur Veranlassung einer Verästelung gereizt worden war, und nachdem diese durch 32 veranlasste Dichotomie

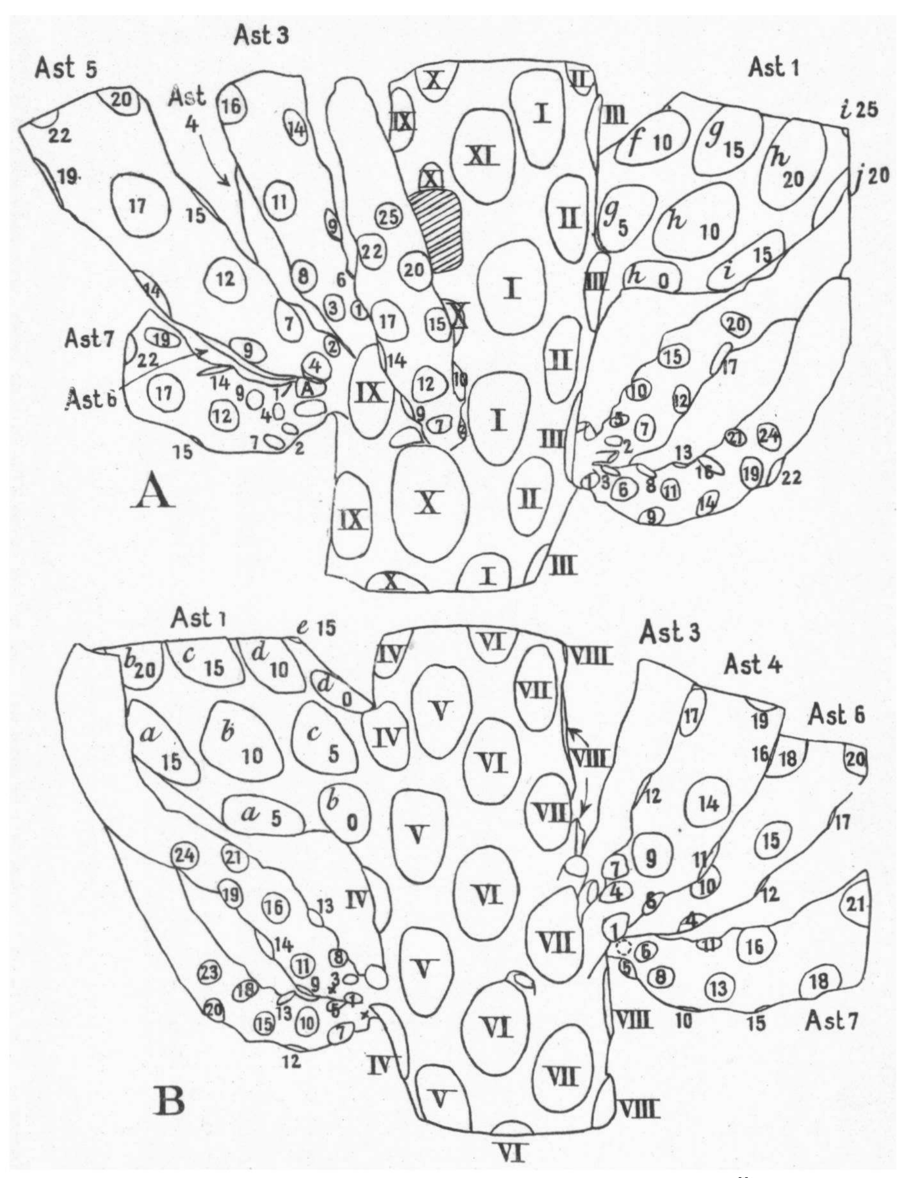


Fig. 12 Blattstellungsverhältnisse von Stück C und seinen Ästen.

fehlgeschlagen war, durch den immer noch vorhandenen Krankheitsprozess eine gewisse Zahl weiterer Blätter ebenfalls zur Einleitung von Verästelungen gereizt wurde. Weshalb wir dieser Mutmassung eine gewisse Wahrscheinlichkeit nicht absprechen können, wird aus dem folgenden noch deutlicher werden.

Die Blätter der drei ersten Orthostichen stehen nicht mit Seitenästen in Verbindung, sodass wir mit den Blättern des vierten Orthostichen anfangen können. Das erste Blatt dieses Orthostichen (auf diesem Stück C) hat an der linken Seite (Fig. 12 B) zwei ausgewachsene Äste neben sich stehen; bei näherer Untersuchung stellt sich heraus, dass auch noch zwei Knospen vorhanden sind, sodass insgesamt vier Knospen sich neben diesem Blatt entwickelt haben. Die beiden ausgewachsenen Äste sind in den Figuren deutlich zu erkennen; in Fig. 12 ist auch die Blattstellung dieser Äste mit eingetragen und sind die Blattnarben beziffert. Die Äste haben beide eine spiralige Stellung und zwar ohne Kontakte der Insertionen, nach dem System 2 + 3, 2 + 3 + 5 oder jedenfalls ein benachbartes System der Hauptreihe. Die beiden Äste sind dabei einander antidrom, der untere ist schraubig, der obere gegenschraubig. Beide Äste haben weiter noch dieselbe Eigentümlichkeit wie Ast IV von dem Objekt von Sapoeran, dass nämlich bei beiden ein Blatt fehlgeschlagen ist. In dem unteren Ast fehlt das Blatt 2, in dem oberen das Blatt 6 vollständig, ohne dass dieses auf die Stellung der weiteren Blätter Einfluss hat. Die Stellen, an denen die Blätter hätten stehen sollen, sind absolut leer und sind in Fig. 12 B durch ein Kreuzchen angegeben worden.

Die beiden nichtausgewachsenen Knospen sind selbstverständlich auf den Bildern weniger deutlich zu erkennen; um alle Details hier dem Leser überzeugend darzulegen, hätte die doch schon übergrosse Zahl der Tafeln noch

bedeutend vermehrt werden müssen. Ich muss hier also um einige Nachsicht bitten, wenn nicht alles so, wie man es wünschen möchte, durch Abbildungen erläutert worden ist. Die betreffenden beiden Knospen sind noch am besten in Fig. 12 A zu sehen; die eine, die es noch zur Bildung von zwei Blättern gebracht hat, ist in dem Winkel zwischen oberem Ast und Hauptstamm zu sehen; die zweite, die nur eine Blattnarbe zeigt, ist an der Basis des oberen Astes zu erkennen. Die Blätter dieser Knospen sind nicht bezeichnet. In 12 B ist die obere Knospe ebenfalls zu sehen, jedoch so, dass nur ihre eine Blattnarbe zu erkennen ist. Um die Stellungsverhältnisse dieser vier Seitenknospen deutlich zu machen, gebe ich weiter in Fig. 13 ein Diagramm. Mit IV,1 ist natürlich das erste Blatt des vierten Orthostichen gemeint; wir sehen an dem linken Oberrand eine Andeutung der vier Sprossungen. Der punktierte Umkreis deutet die gemeinschaftliche Basis an, auf der die vier Knospen sich erheben; die vier kleineren punktierten Kreise sind die vier Sprossen, in diesen sind schematisch die ersten Blattnarben angedeutet, während die Kreuze die Lage eines Vegetationskegels angeben. Wir finden diese Kreuze also nur in den beiden ausgewachsenen Ästen, nicht in den beiden Knospen, nachdem diese „ausgegliedert" sind.

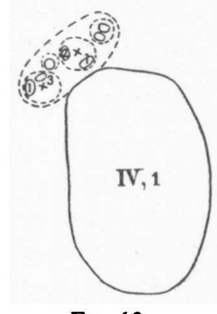


Fig. 13.

Dieses Diagramm hat noch in soweit Interesse, als daraus hervorgeht, dass die Stellung des ersten Blattes bei den verschiedenen Knospen ungleich ist; wir finden also nicht wie bei den Angiospermen eine genau bedingte Lage des ersten Blattes der Knospe.

In diesem vierten Orthostichen des Hauptstammes ist weiter noch das dritte Blatt zu berücksichtigen. Der Hauptstamm hat, neben den vielen dünnen, einen einzigen

dicken Seitenast, und das besagte Blatt IV,3 liegt nun gerade so wie ein Angularblatt zwischen den beiden Gabelästen einer Dichotomie. Vergleichen wir diese Verhältnisse mit demjenigen, was wir bei dem Stück B und bei den vorigen Objekten fanden, so können wir nicht umhin, diese Verästelung ebenfalls als eine echte Dichotomie mit Angularblatt zu betrachten; vergleichen wir anderseits diese Verästelung mit der eben betrachteten neben dem ersten Blatt des vierten Orthostichen, so zeigt sich der einzige Unterschied darin, dass hier nur ein, dort vier Äste neben dem Angularblatt stehen und dass die vier Äste viel dünner sind als hier der eine ist. Das Objekt bringt uns also dazu, die seitliche Verästelung dieser Farne und die Dichotomie als im Grunde auf dem nämlichen Vorgang beruhend aufzufassen; ich komme darauf im letzten Kapitel ausführlich zurück.

Der dicke Ast, wie ich ihn einstweilen weiter nenne, zeigt eine ziemlich unregelmässige Blattstellung, welche sich aber derjenigen des Fussstückes in der gewohnten Weise anschliesst. Das etwa 80 cm lange abgetrennte Stück, das in Buitenzorg als Ast 1 bezeichnet worden war (vergl. Fig. 9), hatte aber in seinen höheren Teilen ganz regelmässige fünfzählige Wirtel, nach $5 + 5$ oder $5 + 5 + 10$ angeordnet. Die zehn Orthostichen, welche hier also vorkommen, habe ich mit den Buchstaben a bis j belegt und nach unten so weit wie möglich verfolgt.

Dabei stellte sich heraus, dass einzelne Orthostichen eher aufhörten, wie z. B. j, die meisten aber bis unten zu vorhanden waren. Der Orthostiche a ist gewissermassen als eine Fortsetzung des IV. Orthostichen des Fussstückes von IV,2 aus aufzufassen; oberhalb des dicken Astes setzt dieser Orthostiche sich aber nochmals fort, was natürlich darauf beruht, dass oberhalb des Astes der vorhandene Raum gerade wieder für einen einzigen Orthostichen ausreichte. Denn nachdem neun von den zehn

Orthostichen des Fussstückes auf den die Fortsetzung des Fussstückes bildenden Gabelast übergehen, so muss durch die schon vorhin erkannte mechanische Wirkung der sich streckenden Meristelen dieser Gabelast genau dieselbe Richtung und denselben Durchmesser haben wie das Fussstück.

In Fig. 12 sind die Blattnarben des dicken Seitenastes mit den Buchstaben a—j bezeichnet, es sind aber ebenfalls Zahlen hinzugefügt. Die Bedeutung dieser Zahlen ist folgende. In denjenigen Teilen, wo die Blattstellung regelmässig 5 + 5 ist, kann man die Blätter natürlich beziffern; diese Bezifferung ist nun den Orthostichen entlang nach unten zu rückwärts verfolgt. Wir sehen dann, dass z. B. derjenige Wirtel, dessen fünf Blätter alle die Zahl 15 tragen, obschon er an diesem Stück noch nicht als Wirtel auffällt, doch schon sehr gut als Wirtel aufgefasst werden kann; der nächstuntere Wirtel, dessen Blätter die Zahl 10 tragen, hat nur vier Glieder, weil j 10 fehlt. Wie bei den beiden Ästen von dem Objekt von Kaliwiro, entsteht hier also auch eine Wirtelstellung in einer Weise, die es uns gar nicht erklärlich erscheinen lässt, weshalb gerade diese Stellung und keine andere auftritt.

Wir haben also in diesem IV. Orthostichen des Hauptstammes zwei Blätter gefunden, welche zu der Verästelung in Beziehung standen; das Blatt IV,1 mit 4 Knospen, alle an dem linken Oberrand der Blattnarbe und das Blatt IV,3 mit einem einzigen dicken Ast an seiner linken Seite.

Die Blätter des V. Orthostichen haben keine Knospen oder Äste bei sich stehen, und von dem VI. Orthostichen ist nur das zweite Blatt mit einer nicht ausgetriebenen Knospe an seinem rechten Oberrande versehen. Eine reichere Ausbeute erhalten wir dagegen bei dem VII. Orthostichen, wo das zweite Blatt drei Knospen an seiner rechten Seite trägt, von denen die beiden höchstgestellten nur

zwei bezw. ein Blatt entwickelt haben, die unterste aber zu einem kräftigen Ast ausgewachsen ist.

Dieser Ast, der Ast 4, hat wie die vorigen dünnen Äste eine Blattstellung aus der Hauptreihe, und zwar 2 + 3 oder 2 + 3 + 5, die Grundspirale ist gegenschraubig. Fig. 14 gibt die Verhältnisse diagrammatisch wieder; die Stellung des ersten Blattes ist wieder ohne erkennbares Regelmass. Welches von den beiden Blättern der höchsten Knospe das erste und welches das zweite Blatt ist, ist nicht leicht zu ermitteln; wohl ist es bei Betrachtung der Narbenzeichnung deutlich, dass beide Blätter einander ihre Oberseite zuwenden, sodass der eingegangene Vegetationspunkt zwischen ihnen gelegen haben muss.

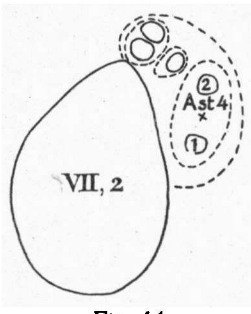


Fig. 14.

Die Blätter des VIII. Orthostichen sind wieder ohne Knospen, sodass wir nun nur noch die Blätter der beiden letzten Orthostichen zu besprechen haben; wir finden dort einen Komplex von nicht weniger als vier ausgelaufenen Ästen bei IX,2, und einen Ast mit einer Knospe bei X,1.

Die vier Äste, welche bei IX,2 stehen, sind die Äste 3, 5, 6 und 7; ihre Stellung kann ich am besten mit Hilfe von Fig. 15, welche ein Diagramm der Verhältnisse gibt, erläutern. Die Äste 3 und 5 sind die beiden höchstgestellten; Ast 3, der höchste, hat sein erstes Blatt seitlich rechts, Ast 5 das seine hinten stehen; ihre Blattstellungen sind, wie bei den vorigen Ästen, mit schraubiger Einerzeile.

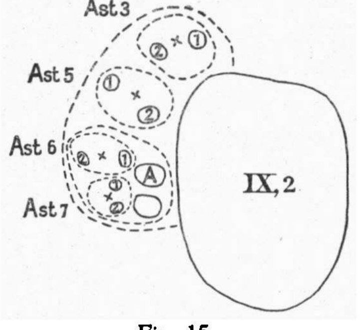


Fig. 15.

Die beiden unteren Äste, 6 und 7, zeigen etwas kompliziertere Verhältnisse. Diese Äste sind nämlich auf einer gemeinschaftlichen Basis inseriert, aus der sie durch Dichotomie entstanden sind. Die Basis hat nur zwei Blätter, von denen in Figg. 12 A und 15 das eine mit A bezeichnet worden ist, das andere keine Inschrift tragt. Das Blatt A ist als das Angularblatt der neuen Dichotomie zu betrachten; ob das andere Blatt höher oder niedriger steht, ist nicht zu bestimmen.

Auf Tafel XIX und in Figur 12 A ist von diesen Verhältnissen nur wenig zu beobachten, da Ast 6 hinter Ast 5 versteckt bleibt; die Blattstellung von Ast 6 ist jedoch auf Tafel XX und in Figur 12 B zu sehen. Die Blattstellung dieses Astes bietet wieder nichts besonderes, diejenige von Ast 7 ist jedoch dadurch bemerkenswert, dass das Blatt 3 abortiert ist. An der Stelle wo das Blatt 3 liegen sollte, ist zwar ein wohlumschriebener Höcker vorhanden, der in Fig. 12 A punktiert angedeutet ist; dieser trägt aber deutlich keine Insertion eines Blattes.

Im übrigen ist die Stellung von Ast 6 und 7 nicht bemerkenswert; beide Äste sind gegenschraubig.

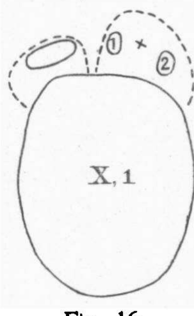


Fig. 16.

Das letzte knospenführende Blatt ist, wie gesagt, X, 1, wo wir die Besonderheit finden, dass nicht, wie bei allen vorigen, die verschiedenen Seitensprossen alle an der nämlichen Seite stehen, sondern die Knospe steht links, der entwickelte Ast rechts. Die Blattstellung dieses Astes ist dagegen wieder so wie bei den vorigen, und zwar schraubig; das erste Blatt steht, wie Diagramm Fig. 16 erkennen lässt, links.

Was wir aus den Verhältnissen dieses merkwürdigen Stückes C lernen können, ist somit etwa folgendes. Zunächst haben wir gesehen, dass, wahrscheinlich unter dem Einfluss

der von der Wundstelle ausgehenden Reize, die Verästelung eingeleitet wird, und nachdem der erste Verästelungsversuch nicht gelungen ist, eine grössere Zahl von Ästen gebildet wird. Dabei ist es vielleicht nicht ohne Interesse, dass der dicke Ast, der alle anderen in Insertionsbreite weit überragt, fast genau über dem nicht gelungenen Ast von Stück B steht. Der III. Orthostiche war nämlich derjenige, welcher sich in der Medianebene des nicht gelungenen Astes befand, während der dicke Ast des Stückes C sich an der linken Seite des IV. Orthostichen entwickelt hat.

Man könnte sich also vorstellen, dass gerade an dieser Seite des Stengels, wo der Versuch zur Verästelung bereits geschehen war, die Neigung zu erneuten Versuchen am kräftigsten war. Dass bei dem nicht gelungenen Ast eine „Trichterbildung" vorhanden war, sogar innerlich mit einer Wundsklerenchymbekleidung, während der höhere dicke Ast einen vollständigen Abschluss der Gewebe im Sattel der Dichotomie erhalten hat, stimmt ganz gut mit diesen Auffassungen, und ist dadurch eine neue Stütze dafür.

Zweitens haben wir wieder in mehreren Fällen gesehen, dass, anscheinend ohne nähere Ursache, einzelne Blätter fehlen können, ohne dass die Stellung der weiteren Blätter dadurch Änderungen erfährt.

Dann ist noch zu erwähnen, dass merkwürdigerweise alle dünneren Äste Stellungen der Hauptreihe zeigen, während der dicke Ast wie der Hauptstamm mehr oder weniger genaue Wirtelstellungen oder Annäherungen daran zeigen.

Schliesslich haben wir hier die Dichotomie in ganz eigentümlicher Weise in seitliche Verästelung übergehen sehen. Dass bei einer Dichotomie die beiden Gabeläste ungleich entwickelt sein können, ist eine durchaus bekannte Tatsache; dass aber schliesslich das Angularblatt ein gewöhnliches Blatt eines Stammes wird, das neben sich eine Knospe hat, ist gewiss eine merkwürdige Erscheinung. Wir haben hier aber die Übergänge in genügendem Grade

vor uns, um auf die Gleichwertigkeit der beiden Verästelungsweisen in unseren Objekten schliessen zu dürfen. Nun kommt dazu aber noch wieder die im Lichte dieser Auffassungen besonders überraschende Tatsache, dass ein einziges „Angularblatt" an einer Seite mehr als eine Knospe entwickeln kann, oder sogar zugleich an beiden Seiten. Diese Tatsachen sind für unsere morphologische Auffassungen der höheren Pflanzen sehr wichtig und werden im nächsten Kapitel noch näher besprochen werden.

Stück D und E. Die beiden Stücke D und E, welche den Hauptstamm des Verästelungsstückes fortbildeten, zeigten auch bei näherer Untersuchung keine Andeutungen einer Verästelung mehr; der Reiz der in dem Stück C die Bildung der Seitenknospen ausgelöst hatte, war hier augenscheinlich verschwunden. Weil jedoch die Blattstellungsverhältnisse von Stück C nicht ganz regelmässig waren, so hatte es noch einiges Interesse zu sehen, in welcher Weise die Blattstellung sich hier fortgesetzt hat; deshalb gebe ich Figur 17, wo die Blattstellung von den beiden fraglichen Stücken naturgetreu wiedergegeben worden ist. Um diese Figur zu erhalten, habe ich genau wie bei Fig. 2 und 10 mittelst Karbonpapier die Oberflächenzeichnung der beiden Stücke in einer Zeichnung in natürlicher Grösse zusammengetragen; die Fig. 17 ist eine Reproduktion davon in siebenmaliger Verkleinerung.

Die Blattnarben des Stückes C waren, wie wir oben sahen, in zehn Orthostichen angeordnet, während an einer Stelle ein überzähliges Blatt eines elften Orthostichen vorhanden war. In Fig. 17 sehen wir die zehn Orthostichen an der Basis der Figur ebenfalls, sie sind mit denselben römischen Ziffern versehen wie in Fig. 12. Weil der XI. Orthostiche sich nicht weiter fortsetzt, ist hier ein, wenn auch nicht sehr regelmässiges, System 5 + 5 vorhanden; die unteren, durchgeschnittenen Blattnarben bilden einen der fünfzähligen Wirtel, der nächsthöhere ist gleich-

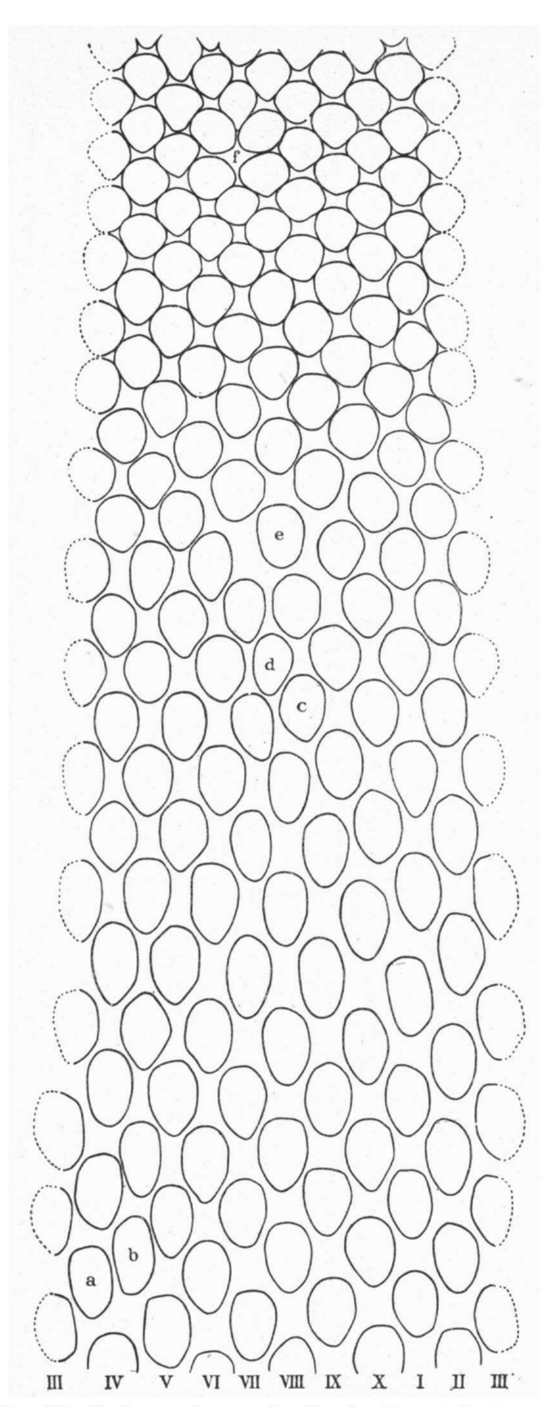


Fig. 17. Oberflächenzeichnung der Stücke D und E, $^{1}/_{7}$ nat. Gr.

falls deutlich. Darauf ändert sich aber die Blattstellung, weil in dem IV. Orthostichen zwei Blätter (a und b) liegen statt nur eins; dadurch ändert sich das System 5 + 5 in 5 + 6. Denn das Blatt b liegt höher als a, und liegt in dem nämlichen nach rechts aufsteigenden Parastichen, sodass die Zahl der rechts laufenden Parastichen dieselbe bleibt; von den beiden Blättern a und b gehen nach links dagegen zwei verschiedene Parastichen empor, sodass hier nunmehr 6 Parastichen vorhanden sind. Eine ähnliche Erscheinung finden wir weiter nach oben noch einmal, in dem VIII. Orthostichen bei den Blättern c und d. Hier tritt ein neuer, rechtslaufender Parastiche hinzu, sodass wir nunmehr das System 6 + 6 mit sechsgliedrigen Wirteln haben. Von diesen sechsgliedrigen Wirteln sind aber wieder nur wenige vorhanden, indem bei dem Blatte e zwei Parastichen zugleich schwinden, wodurch 6 + 6 wieder in 5 + 5 übergeht. Diese Übergänge vollziehen sich ganz nach den von mir früher für Neubildung und Schwinden eines Parastichen gegebenen Schemen [1]). Bemerkenswert ist hier, dass das schliesslich resultierende System wieder ein wirteliges ist; wie wir schon bei dem dicken Ast und ebenso bei dem Objekt von Kaliwiro fanden, ist eine nicht näher erklärte Neigung zu wirteligen Systemen vorhanden. Andererseits ist diese Neigung nicht so stark, dass 5 + 5 hier nicht vorübergehend in 5 + 6 übergehen konnte.

Die Stellung 5 + 5 bleibt weiter ungeändert und in ziemlich regelmässiger Ausbildung bestehen. Nur an einer Stelle, f, fehlt ein Blatt vollkommen, ohne dass dies jedoch in der Blattstellung auch nur die geringste Störung veranlasst; eine Erscheinung die wir bei zwei von den Seitenästen oben auch schon fanden. Weil das Stück sich, im Gegensatz zu den genannten Seitenästen, ganz gut für

[1]) Diese Beiträge I in Recueil Vol. X 1913, Figg. 26 und 27 S. 238.

die photographische Abbildung eignete, so gebe ich hier auf Tafel XXI eine Reproduktion einer solchen Photographie. Aus dieser Photographie geht noch deutlicher als aus Fig. 17 hervor, dass die vier angrenzenden Blätter den freikommenden Raum teilweise eingenommen haben und dass sie dabei, wie die Blattnarbenzeichnung deutlich verrät, ihre bilaterale Symmetrie eingebüsst haben. Dieses ist in theoretischer Hinsicht gewiss merkwürdig, weil es uns darauf hinweist, dass unsere Auffassung, dass die nach Anlegung der Blätter erfolgenden Wachstumserscheinungen durchaus unabhängig sind von den ortsbedingenden Ursachen, richtig sein muss. An der Stelle des fehlenden Blattes ist augenscheinlich ein Verbreitungskreis ordentlich ausgebildet gewesen, sodass die Zentren der benachbarten Blättei keine abnorme Lage erhalten haben; weil jedoch das eine Blatt abortierte, waren die vier benachbarten Blätter in ihrem weiteren Wachstum abnormen Bedingungen ausgesetzt.

Weshalb dieses Blatt nun abortiert ist, ob diese Erscheinung noch mit den Krankheitsprozessen der niedrigeren Teile zusammenhängt, oder ob es eine auch bei anderen gesunden Baumfarnen bisweilen vorkommende Eigentümlichkeit ist, kann ich nicht entscheiden.

In Fig. 17 ist die auch schon bei dem Objekt von Kaliwiro bemerkte Eigenschaft sehr auffällig, dass die Blattnarben unten frei stehen und etwa oval sind, während sie oben gedrängt stehen und unter gegenseitiger Beeinflussung etwa rautenförmig geworden sind. Diese gedrängte Stellung fand sich ebenfalls bei den höheren Teilen der grösseren Äste von Stück C: wahrscheinlich ist dieses der Ausdruck einer Periodizitätserscheinung. Anfangs ist das Längenwachstum so stark, dass die Blätter, um eine gewisse Insertionsfläche zu erhalten, nur einen Teil der Stammesoberfläche zu besetzen brauchen; wenn später das Längenwachstum abnimmt, muss die ganze Oberfläche des Stammes dagegen benutzt werden.

V. KAPITEL.

Ergebnisse und allgemeine Betrachtungen.

§ 1. Ergebnisse für die Blattstellungslehre.

Wenn wir dieses Kapitel mit einer Zusammenfassung desjenigen, was unsere Beobachtungen uns über die Ursachen der Stellung der Blätter gelehrt haben, anfangen, so ist es gewiss nicht befremdend, dass diese Erfahrungen ganz genau zu demjenigen stimmen, was ich im vorigen Artikel über die Theorie gesagt habe. Denn, wie ich schon hervorgehoben habe, sind es gerade diese Beobachtungen an verästelten Farnen gewesen, welche den Anstoss zur Aufstellung der Theorie gegeben haben. Wir werden hier also eher nähere Belege für unsere Thesen, als neue Gesichtspunkte erwarten dürfen.

Wir können nun gleich bemerken, dass wir in mehr als einem Fall fanden, dass die Blätter unten am Stamme weiter auseinander stehen, sodass die Blattnarben keinen Kontakt zeigen, während oben bei derselben Blattstellung ein deutlicher Kontakt vorhanden ist [1]. Wir haben hier also den bereits bekannten Fällen, wo die Blattstellung

[1]) Diese Tatsache wurde schon von Ad. Brongniart bei *Cyathea arborea* von Haiti beschrieben und abgebildet (Ad. Brongniart, Histoire des végétaux fossiles ou recherches botaniques et géologiques sur les végétaux renfermés dans les diverses couches du globe, I Paris et Amsterdam, 1828, auf S. 156 und Tafel 40). Diese Beobachtung wurde von Brongniart aber als ein Beweis für das Anhalten des Längenwachstums in den älteren Stammesteilen angesehen.

nicht durch Kontaktverhältnisse beeinflusst sein kann, einen neuen hinzuzufügen,

Wir sehen weiter, dass, wenn die Blattinsertionen einander berühren, oder auch schon wenn sie einander stark nähern, die Form der Blattnarbe dadurch beeinflusst wird; die einander nahe gelagerten Grenzlinien werden abgeplattet, sodass die ganze Insertion schliesslich rautenförmig wird. Ist umgekehrt durch Abort eines Blattes ein einseitig grösserer Raum für die Entwickelung der benachbarten Blätter vorhanden, wie bei dem Stück E von Sendoro, so wachsen die benachbarten Blätter an dieser Seite stärker aus, sodass die Blattnarbe ihre bilaterale Symmetrie verliert.

Hieraus geht notwendigerweise hervor, dass die Blattbildung von einer grösseren oder kleineren zentralen Stelle hervorgeht und dass die Blattinsertionen nicht eine von vornherein bestimmte Form und Grösse haben, wie es die Kontakttheorien verlangen.

Waren diese Beobachtungen also schon schwer in Einklang zu bringen mit den Kontakttheorien, so wurde auch die mögliche, aber aus anderen Gründen schon nicht wahrscheinliche Auffassung, dass den Parastichen irgend welche Selbständigkeit zukäme und dass die Blätter an den Schneidepunkten der Parastichen entstünden, dadurch direkt widerlegt. Wir haben nämlich zweimal, bei den Objekten von Tjibodas und von Sendoro (bei Stück B) eine Zahl Blätter gefunden, welche zweifellos nur auf einem einzigen Parastichen, nicht auf dem Schneidepunkt zweier Parastichen lagen.

Diese eigentümlich gelagerten Blätter waren noch in anderer Hinsicht merkwürdig. Erstens waren sie teilweise mehr oder weniger abortiert, wobei im Inneren unterhalb der höckerförmigen Stellen, welche nicht weiter ausgewachsen waren, eine verkümmerte Vaskularmasse beobachtet wurde. Diese Gefässmassen endeten zum Teil blind nach unten, den „Trichter" entlang, und ich habe oben

bereits versprochen, die Bedeutung dieser Erscheinung für die Blattstellungslehre zu erörtern.

Wenn die von mir gegebene Theorie für die Erklärung der Blattstellungen richtig sein soll, so können wir von vornherein mit Gewissheit behaupten, dass die in dem Stengel auftretenden Blattspuren in basipetaler Richtung angelegt werden müssen.

Die Übereinstimmung zwischen Blattstellung und Fibrovasalstranganordnung ist bei den Pflanzen eine so durchgreifende, dass es nicht denkbar wäre, dass die Blattspuren von unten nach oben angelegt worden seien und dass dabei Zahl und Anordnung genau so bemessen sein würden, wie die Blattstellung es erheischt. Wir müssen also die basipetale Entwickelung der Blattspuren annehmen; wenn diese Annahme durch irgend welche Tatsachen widerlegt wird, so muss auch die Blattstellungstheorie, wenigstens für diesen Fall und wahrscheinlich auch für alle anderen, verworfen werden.

Die Frage, unter welchen Einflüssen Gefässbündel sich an bestimmten Stellen ausbilden und an anderen nicht, wird in der Literatur nur selten berührt, augenscheinlich weil es so wenige Tatsachen gibt, welche uns darüber Klarheit zu verschaffen imstande sind.

In seinem Lehrbuch der Anatomie und Physiologie schrieb Schacht [1]) seinerzeit folgendes: „Die Gefässbündel entspringen im Keim unterhalb der Stammknospe (Plumula), sie können sich fernerhin nur aus sich selbst, durch Zweigbildung, vermehren, und bilden deshalb ein zusammenhängendes System, welches die Pflanze, von der Wurzelspitze bis in die Blätter, Blüthen u.s.w. durchzieht" [2]).

Ganz damit im Einklang hatte schon früher Lestiboudois

[1]) Hermann Schacht, Lehrbuch der Anatomie und Physiologie, Berlin, 1856.

[2]) l. c. S. 307.

die ganze Blattstellung als Folge der Gefässbündelanordnung zu erklären gesucht [1]; aus diesen Auffassungen würde also folgen, dass die Entstehung der Gefässbündel durch Reize oder Wirkungen, die nach der Spitze fortschreiten, veranlasst wurde.

Nun hat aber Hanstein gefunden [2], dass bei den Dikotylen im Bündelring des Stengels nur die Blattspuren der höheren Blätter vorhanden sind, aber keine stammeigenen Bündel, und in demselben Jahre gab Nägeli durchschlagende Beweise [3] für die These, dass die Gefässbündelanordnung von der Blattstellung abhängig ist und nicht umgekehrt. Daraus kann man also ableiten, dass die Entstehung der Blattspuren von dem Blatt aus ihren ersten Anstoss erhält, und dass die gegenteilige Meinung Lestiboudois' und Schachts irrig sein muss.

Eine Mittelstellung nimmt in dieser Frage Russow ein [4], indem er angibt, dass die Bildung der Gefässbündel nach zwei Richtungen hin erfolgt; der untere im Stengel vertikal laufende Teil entwickelt sich nach ihm basipetal, der schräg nach auswärts biegende Teil akropetal [5].

Eine direkte Entscheidung der Frage, ob die Anlegung der Blattspuren basipetal oder akropetal vor sich geht, kön-

[1] Th. Lestiboudois, Études sur l'anatomie et la physiologie des végétaux, (Separatabdruck ohne Ort und Jahreszahl, Lille? 1840?) und ausführlicher in: Phyllotaxie anatomique, Ann.d. Sciences nat. 3e Sér. Bot. T. 10, 1848.

[2] J. Hanstein, Ueber den Zusammenhang der Blattstellung mit dem Bau des dicotylen Holzringes, Jahrb. f. wiss. Bot. I, 1858, S. 233.

[3] C. Nägeli, Beitr. z. wiss. Bot. I. Heft, Leipzig 1858.

[4] Edmund Russow, Vergleichende Untersuchungen betreffend die Histiologie (Histiographie und Histiogenie) der vegetativen und sporenbildenden Organe und die Entwickelung der Sporen der Leitbündel Kryptogamen, mit Berücksichtigung der Histiologie der Phanerogamen, ausgehend von der Betrachtung der Marsiliaceen. Mém. de l'Acad. Imp. d. Sc. de St. Pétersb. VIIIe Sér, T. 19, 1873.

[5] l. c. S. 183.

nen wir nun bei solchen Blättern erhalten, welche sich an Stellen entwickeln, unterhalb welcher sich keine anderen Blätter befinden; ein derartiger Fall liegt hier vor. Wenn, wie Schacht meinte, die Gefässbündel sich nur aus sich selbst verzweigen konnten, so mussten die an den einander zugekehrten Seiten der Gabeläste stehenden Blätter ihre Blattspuren von den seitlich am Fussstück stehenden Vaskularmassen erhalten; wir finden hier aber deutlich, dass diese Blattspuren von den Meristelen des Fussstückes ganz unabhängig sind.

Dieses beweist uns also, dass die Blattspuren basipetal entstehen können; ein Beweis, der für unsere Blattstellungstheorie sehr wichtig ist. Ich habe nun in der Literatur gesucht, ob nicht bei anderen Pflanzen gelegentlich ebenfalls solche Blätter gefunden waren, welche sich an Stellen entwickelt hatten, unterhalb deren keine Blätter standen; dieses war tatsächlich der Fall und zwar bei den echten Ringfasziationen. Hugo de Vries hat zuerst im Jahre 1891 einen Fall von *Peperomia* beschrieben [1], wo der Blütenstand in seinem oberen Teil eine enge Hohlröhre darstellte. Der obere freie Rand der Röhre war die Vegetationslinie [2], die Brakteen standen sowohl aussen als im schmal trichterförmigen Innenraum, beiderseits in gleicher Orientierung, sodass ihre Achselknospen oberhalb der Brakteen standen. Die inneren Blätter sandten nun ihre Blattspuren so in den röhrenförmigen Stengel, alsob die Innenfläche eine Aussenfläche gewesen wäre, d h. die Gefässbündel kehrten ihr Phloem dem Hohlraum, ihr Xylem dem äusseren Kreise von Gefässbündeln, welche von den äusseren Blättern stammten, zu.

[1] Hugo de Vries, Sur un spadice tubuleux du *Peperomia maculosa*. Arch. néerl. d.sc. exactes et naturelles. Haarlem 1891, T. 24, S. 258.

[2] Vgl. A. Nestler, Über Ringfasciation. Sitzungsber. math. naturw. Cl. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. 103, Abth 1. 1894, S. 153.

Die niedrigsten dieser Blätter befanden sich nun augenscheinlich in der von uns gesuchten Lage, dass keine Blätter unter ihnen inseriert waren, und es ist deshalb für uns besonders wichtig zu erfahren, wie der hier beobachtete innere, verkehrt orientierte Gefässbündelkreis nach unten zu aufhörte. Diese Untersuchung wurde nun dadurch erschwert, dass in den Stengeln der *Peperomia* markständige Gefässbündel vorkommen, welche sich in dem trichterförmigen Teil der anomalen Achse naturgemäss zwischen den beiden Gefässbündelkreisen befanden.

Glücklicherweise sind von de Vries ausser diesem einzigen Exemplar von *Peperomia* noch mehrere Ringfasziationen von einer anderen Pflanze, *Veronica longifolia* aufgefunden, welche de Vries von A. Nestler hat untersuchen lassen. Bei dieser *Veronica* war die Stellung der Blätter und die Orientierung der beiden Gefässbündelkreise genau wie bei dem Objekt von *Peperomia*. Nestler beschreibt sogar, wie innerhalb des inneren Gefässbündelkreises eine Stärkescheide ausgebildet war [1]), eine Tatsache, welche für die Stelärtheorie gewiss als sehr wichtig zu betrachten ist. Hier war nun deutlich zu erkennen, und die Zeichnungen Nestlers geben uns davon überzeugende Beweise, dass der innere Kreis von Gefässbündeln unvermittelt, ohne jegliche Verbindung mit dem äusseren, normal orientierten Kreise aufhört; unterhalb der letzten Elemente der Gefässbündel (in diesem Falle Spiralgefässe) war nur noch das Parenchym etwas kleinzelliger als das der Umgebung. Auch dieser Unterschied schwand noch weiter nach unten bald, und die Achse zeigte einen vollständig normalen Bau.

In zwei sehr verschiedenen Fällen, bei unserem Baumfarn und bei *Veronica*, welche jedoch darin übereinstimm-

[1]) A. Nestler, l. c. S. 160.

ten, dass in beiden als besondere Missbildung ein trichterförmiger Stengel vorhanden war, finden wir also die nämliche Erscheinung, dass die Blattspur eines Blattes, unterhalb dessen kein anderes Blatt steht, nach unten blind ausläuft: wir können darin einen wichtigen Hinweis auf die Richtigkeit unserer Theorie erblicken.

Von den weiteren Tatsachen, welche für die Blattstellungslehre von Bedeutung sind, nenne ich noch den Umstand, dass von den Seitenästen des Objektes von Sendoro das jeweilige erste Blatt nicht in einer bestimmten Stellung, sondern regellos an den verschiedenen Seiten des Astes hervortrat; und schliesslich noch die merkwürdige Tatsache, dass alle dünneren Äste bei den betrachteten Objekten Stellungen der Hauptreihe zeigten, alle dickeren Äste dagegen entweder Wirtelstellungen oder doch Annäherungen an Wirtelstellungen wie $5+6$, $6+7$, $7+8$, welche Annäherungen bei allen betrachteten Fällen im weiteren Verlauf in Wirtelstellungen übergingen, unter Neubildung oder Schwinden eines Parastichen.

§ 2. Die Verästelung der Pteropsida.

Die Erörterung der Folgerungen welche sich aus unseren Beobachtungen für die Blattstellungslehre ziehen lassen, konnte, nachdem die ganze Theorie daraus entwickelt worden war, nunmehr kurz gefasst werden; die Beobachtungen über die Verästelung, welche wir an unseren Farnen gemacht haben, werden uns dagegen länger beschäftigen.

Wenn uns einerseits die Blattstellungserscheinungen zu wichtigen Schlüssen für die Blattstellungslehre führten, so führt uns andererseits die gegenseitige Stellung der verschiedenen Sprossen ebenfalls zu Schlüssen von allgemeiner Bedeutung über den Prozess der Verästelung, nicht nur bei den Farnen, sondern bei den Pteropsida im allgemeinen. Die Zusammengehörigkeit dieser Gruppe, welche von

Jeffrey aufgestellt wurde [1]) und die Farne, Gymnospermen und Angiospermen umfasst, wird mehr und mehr erkannt. [2])

Wir werden nun im weiteren sehen, dass durch unsere Beobachtungen auch in der Verästelungsweise eine Übereinstimmung bei allen Pteropsida hervortritt, während man bis jetzt in der Dichotomie der Farne und der Axillarverzweigung der Angiospermen einen grundsätzlichen Gegensatz zu finden glaubte.

Man könnte nun noch bemerken dass eine Betrachtung über Verästelung oder „Knospen"-stellung nicht in diese Beiträge zur „Blatt"-stellungslehre hineingehörte. Dem Wortlaut nach wäre man dazu im Recht; es lässt sich aber nicht verkennen, dass die Probleme der Phyllotaxie und der Kladotaxie so zusammengehörige und verwandte sind, dass man von einer Blattstellungslehre ihrem Wesen nach ebenfalls die Lösung der Frage, wie die Stellung der Knospen bedingt wird, erwarten darf. Dass die Stellung der Knospen nicht schon häufiger Gegenstand von speziellen Untersuchungen gemacht worden ist, dass über diese Stellung keine ausführliche Literatur besteht wie über die der Blätter, dass man von Phyllotaxie statt von Organotaxie spricht, kommt nur daher, dass die Stellung der Knospen viel einfachere Verhältnisse darbietet als die der Blätter. Während die Stellung eines Blattes von derjenigen von zwei oder drei anderen Blättern bedingt wird, hängt die Stellung einer Knospe im allgemeinen nur von einem einzigen Element und zwar von einem Blatte ab. Die Lage verschiedener Knospen ist gewöhnlich von ein-

[1]) E. C. Jeffrey, The morphology of the central cylinder in the Angiosperms, Canad. Inst. Trans. Vol. 6, 1900. The structure and development of the stem in the Pteridophyta and Gymnosperms. Philos. Trans. R. Soc. London, Vol. 195, 1902.

[2]) Man vergl. z.B. D. H. Scott, Studies in fossil botany, 2nd. Ed. London, 1908/09 S. 638.

ander unabhängig, nur die Stellung des einen Blattes ist massgebend.

Die morphologischen Gesetze der Knospenstellung werden daher in der Literatur nur selten erwähnt, und ich gestehe gerne dass ich nicht im stande gewesen wäre, die hier folgenden Betrachtungen abzufassen, wenn nicht von Velenovský in seiner Vergleichenden Morphologie der Pflanzen. so vieles davon zusammengestellt worden wäre. In diesem wichtigen, inhaltreichen Buch, das für längere Zeiten ein unentbehrliches Nachschlagewerk bilden wird, hat Velenovský aus der Literatur sowie aus seinen zahlreichen eigenen Beobachtungen ein zusammenhängendes Bild von der Verzweigung aller Pteropsiden gegeben [1], vieles davon wird im folgenden benutzt werden.

Was aber auch Velenovský nicht berührt, ist die Frage, durch welche Ursachen die Stellung der Knospen bedingt wird. Wir haben uns natürlich immer zu vergegenwärtigen, dass ein einfaches Verhältnis noch kein erklärtes Verhältnis ist, und dass die Frage nach den Ursachen der Knospenstellung noch sehr unbekannt ist. In der Literatur wird diese Frage sogar — augenscheinlich weil die Anhaltspunkte meistens fehlen — nur selten gestreift. Potonié gibt in seinen „Grundlinien" [2]) einen kleinen Abschnitt „Seitensprosse" [3]) in dem einige darauf bezügliche Stellen aus der Literatur zitiert werden. Wir sehen dort aber, dass diese Zitate uns keine Erklärungsversuche bieten, und das Potonié selber die Lösung dadurch anstrebt, dass er Blatt und Achselsprosse zusammen als eine durch Dichotomie geteilte Einheit betrachtet. Nach dem, was ich von der Potonié'schen Perikaulomtheorie

[1]) J. Velenovský, Vergleichende Morphologie der Pflanzen, Prag, 1905—1913. S. 242—266, 675—696.

[2]) H. Potonié, Grundlinien der Pflanzenmorphologie im Lichte der Palaeontologie, Jena 1912.

[3]) l. c. S. 230—232.

bereits geschrieben habe [1]), brauche ich hier nicht mehr klarzulegen, weshalb ich dieser Auffassung nicht beipflichten kann; die Vergleichung zwischen *Fucus* und den höheren Pflanzen, mit der er seine These wahrscheinlich zu machen strebt, ist gewiss auch eine zu willkürliche, um sie als Basis der ganzen Morphologie benutzen zu können.

Ausser demjenigen, was Potonié davon anführt, ist mir aus der Literatur nur bekannt, dass Goebel in der Neuauflage seiner Organographie [2]) einige Betrachtungen darüber gibt, inwiefern bei den Farnen Vorgänge zu finden sind, aus denen die axilläre Verzweigung der Phanerogamen abzuleiten ist. Er kommt dabei zu der Hypothese, dass die seitliche Verzweigung der Phanerogamen, sowie die der Farne, vielleicht aus zweierlei Ursachen herzuleiten ist, sie ist einerseits akrogen, d. h. aus einer dichotomen Verästelung abgeleitet, andererseits phyllogen, d. h. aus blattbürtigen Knospen entstanden. Ich werde diese Auffassung Goebels hier weiter nicht berücksichtigen, weil ich glaube, dass aus dem nachfolgenden die Unrichtigkeit der Voraussetzung des doppelten Ursprunges der Farnenverästelung hervorgeht.

Um die Bedeutung unserer gemachten Beobachtungen richtig verstehen zu können, ist es nun vor allen Dingen erforderlich, die bisherigen Kenntnisse von der Verästelung der Farne zusammenzustellen. Die Farne verästeln sich, wie man bei Velenovský erfahren kann, häufig durch Dichotomie; dabei steht ein Angularblatt am Fussstück zwischen den beiden Gabelzweigen. Ausserdem kommen bei vielen Farnen auch Seitenzweige vor, welche sich aus Knospen entwickelt haben, deren Stellung eine sehr ver-

---

[1]) Beiträge I, in diesem Recueil, X, S. 323.

[2]) K. Goebel. Organographie der Pflanzen I, 2.Aufl, Jena 1913, S. 87—90.

schiedene sein kann. Die Meinungen der Autoren, wie diese Knospen zu betrachten sind, gehen nun sehr auseinander; wir können dabei z.B. die Ansichten von Velenovský und von Mettenius einander gegenüberstellen. Velenovský betrachtet alle seitlichen Knospen der Farne als stabiele Adventivknospen [1]) und erkennt daher nur die Dichotomie als die normale Verzweigungsart der Farne an; Mettenius betrachtet diese Knospen als normale Seitenknospen [2]) und sucht die Beziehungen zwischen der Stellung dieser Knospen und derjenigen der Blätter festzustellen. Er findet dabei, dass bei einzelnen Arten die Knospen bisweilen axillar sind, bei anderen aber stehen die Knospen seitlich von dem Blattstiel oder unterhalb der Blattinsertion, oder aber die Knospen stehen teilweise auf dem Stamm, teilweise auf dem Blattstiel inseriert. Manchmal steht auch beiderseits eine Knospe neben einer Blattbasis (*Polypodium grandidens*) [3]), ja es können sogar beiderseits zwei Knospen stehen (*Hypolepis amaurorhachis*) [4]).

Als Grund dafür, dass diese Knospen als Adventivknospen betrachtet werden müssen, gibt Velenovský an, dass sie nicht am Achsenscheitel angelegt werden, sondern „häufig erst im späteren Alter oder unregelmässig (z.B. nur an einigen Blattstielbasen)" [5]).

Mettenius dagegen betrachtet die von ihm beobachteten Knospen als Seitenknospen, weil sie „constant und

[1]) J. Velenovský, l. c. auf S. 247.

[2]) G. Mettenius. Über Seitenknospen bei Farnen. Abh. d. math. phys. Kl. k. Sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 5, 1861, S. 611.

[3]) l. c. S. 619.

[4]) l. c. S. 622. Mettenius betrachtet dabei die eine Knospe, auch wenn sie in bedeutenderer Entfernung von der anderen entspringt, als einen Seitenspross des anderen. Nach meinen eigenen Beobachtungen an dem Objekt von Sendoro scheint mir diese Deutung keine richtige zu sein.

[5]) l. c. S. 248.

normal in einer bestimmten Beziehung zu den Basen der Blätter stehen" [1]; weil aber diese Beziehung bei den verschiedenen Arten sogar innerhalb einer Familie eine wechselnde ist, meint Velenovský [2], dass schon hieraus die Unrichtigkeit der genannten Auffassung hervorgeht.

Eine Mittelstellung in dieser Frage nimmt Stenzel [3] ein, der zwar diese Knospen der Farne nicht als Achselknospen betrachtet, der aber ebensowenig dazu neigt, sie den Adventivknospen zuzurechnen und sie der regelmässigen Stellung wegen eher als gemmae infraaxillares und gemmae petiolares den Achselknospen gegenüberstellen will [4].

Wenn man zwischen diesen verschiedenen Ansichten eine Entscheidung treffen will, so ist es natürlich nur von untergeordneter Bedeutung, wenn wir erfahren (wie man bei Velenovský nachlesen kann) dass Ad. Brongniart und Hofmeister gleicher Ansicht gewesen sind wie Velenovský und Prantl gleicher Ansicht ist wie Mettenius; wir müssen dann aber weiter darauf eingehen, was der besagte Unterschied zwischen normalen und Adventivknospen eigentlich will und inwiefern eine solche Unterscheidung Grund hat.

Nun braucht es hier gar nicht hervorgehoben zu werden, dass in extremen Fällen normale und Adventivknospen sehr wohl auseinander zu halten sind. Die Adventivknospen auf *Begonia*-blättern z. B. sind von den Achselknospen in ihrer Entstehung sehr verschieden. Welche sind aber die Merkmale, die man bei der Trennung ins Auge zu

[1] l. c. S. 612.

[2] l. c. S. 243.

[3] K. G. Stenzel. Untersuchungen über Bau und Wachsthum der Farne, II. Über Verjüngungserscheinungen bei den Farnen. Nova Acta A. C. L. C. N. C. 28, 1861.

[4] l. c. S. 49.

fassen hat, wenn die beiden Bildungen sich einander nähern?

Velenovský betrachtet als einen der wichtigsten Charaktere der Adventivknospen ihre spätere Bildung; sie entstehen nicht am Vegetationskegel. Nun haben wir früher bei einer ähnlichen Frage, bei der Unterscheidung zwischen Seitenknospen und durch Dichotomie entstandenen Zweigen schon erkannt [1]), dass die Zeit der Ausbildung für die morphologische Bedeutung eines Organs nicht ausschlaggebend ist; eine Seitenknospe ist nicht Seitenknospe, weil sie später entsteht als ein Gabelzweig, sondern weil sie zu dem Tragblatt in Beziehung steht. Wenn wir dann noch bedenken, dass, wenn unsere Auffassung über das Auftreten von Blättern und Seitenknospen durch die Wirkung von Blattagens und Knospenagens richtig ist, der Zeitpunkt der Entstehung sehr schwer zu ermitteln ist, und dass spät sich ausbildende Organe schon früh angelegt sein können, so brauchen wir diesem Merkmal der zeitlichen Entstehung keine allzugrosse Bedeutung beizulegen.

Natürlich kann es in extremen Fällen schon aus der Bildungszeit der Knospen hervorgehen, dass es Adventivknospen sind, z.B. wenn man nach experimentellen Eingriffen an einem erwachsenen Pflanzenteil Knospen auftreten sieht, welche sonst nicht entstanden sein würden; in Fällen wie hier ist die Entstehungszeit aber erst in zweiter Linie von Bedeutung.

Das zweite Argument für die Adventiv-Natur, dass nur einzelne Blattnarben Knospen zeigen, andere nicht, hat ebensowenig grossen Wert; die Vergleichung mit den Koniferen, welche ebenfalls nur bei einem Teil der Blätter Knospen tragen, spricht besonders stark dagegen.

---

[1]) Schoute. Die Verästelung von *Hyphaene*, Dieses Recueil. Vol. VI, 1909, S. 211.

Wenn Mettenius dagegen diejenigen Knospen normale Seitenknospen nennt, welche zu den Blättern in einer bestimmten Beziehung stehen, so ist das genau dasselbe Merkmal, dessen Wichtigkeit wir oben bei der Unterscheidung zwischen Dichotomie und seitlicher Verästelung von Hyphaene erkannten und ich halte dieses Merkmal auch für das einzige richtige. Dies wird noch bedeutend wahrscheinlicher, wenn wir auf unsere Blattstellungstheorie zurückgreifen; wir können dann sagen, dass Seitenknospen, deren Enstehung von dem Vorhandensein eines Verbreitungskreises bedingt wird, normale Knospen, diejenigen Knospen aber, welche in anderer Weise entstehen, Adventivknospen sind.

Dabei hängt die spätere Lage der Knospen davon ab, wo das Knospenagensgebiet gebildet ist und wieweit sich die Wachstumsprozesse des entstehenden Blattes ausdehnen; greifen diese soweit um sich, dass sie die spätere Knospe umfassen, so ist die Knospe eine blattbürtige; dehnen sich diese Prozesse nicht soweit aus, so wird die Knospe stammbürtig.

Was die Knospen der Farne betrifft, so stimme ich also rückhaltslos der Meinung Mettenius bei, dass wir hier normale Seitenknospen und keine Adventivknospen vor uns haben. Denn durch die sehr ausgedehnten Beobachtungen Mettenius' steht die Beziehung der Knospen zu den Blättern wohl bestimmt fest, während die Meinung von Velenovský, dass die Knospen häufig spät, am erwachsenen Stamm, entstehen, nicht durch nähere Untersuchungen erwiesen ist.

Dass auch bei den Farnen nähere Untersuchungen erforderlich sind, ehe man von anscheinend später gebildeten Organen sagen kann, dass sie nicht bereits früh angelegt sind, geht in besonders deutlicher Weise aus den Untersuchungen von Docters van Leeuwen über

Angiopteris evecta [1]) hervor. *Angiopteris* hat nach diesen Untersuchungen an der besonders ausgebildeten Blattbasis beiderseits zwei Seitenknospen, welche bereits zu erkennen sind, wenn das Blatt noch sehr jung ist; die Knospen bestehen dann aus einem untiefen und engen Kanal, auf dessen Grunde die künftige Vegetationsspitze liegt. In diesem Zustande verharren die Knospen viele Jahre lang; wenn nach 2—3 Jahren Blattstiel und Spreite abfallen, bleibt die Blattstielbasis noch Jahrenlang mit dem Rhizom verbunden. Erst wenn auch diese Blattstielbasen abgefallen sind, entwickeln sich an den vorhin bestimmten Stellen der jetzt schwarz oder braun gefärbten und von einer Humusschicht bedeckten Blattstielbasen einzelne der bisher ruhenden Knospen.

Wenn wir daher mit Mettenius die Seitenknospen der Farne als normale Knospen betrachten, so haben wir bei den Farnen zwei verschiedene normale Verästelungsweisen, die seitliche und die dichotome. Beide Verästelungsweisen sind dadurch gekennzeichnet, dass die neu auftretenden Sprossen zu einem bestimmten Blatt in einer gewissen Beziehung stehen, die Gabeläste zu dem Angularblatt, die Seitenäste zu ihrem Tragblatt, zu welchem sie die verschiedensten Lagen einnehmen können, ja auf dem sie sogar inseriert sein können.

Es ist nun begreiflich, dass schon mehrfach Versuche gemacht worden sind, diese beiden Verästelungsweisen auf eine einzige zurückzuführen; wir finden schon bei Mettenius, dass er die Dichotomie durch verfrühte und starke Ausbildung eines Seitensprosses entstanden denkt [2]). Ausführlicher finden wir diesen Gedanken entwickelt bei Prantl.

[1]) W. Docters van Leeuwen. Ueber die vegetative Vermehrung von Angiopteris evecta Hoffm. Ann. de Buitenzorg 2e Ser. Vol. 10, 1912, S. 202.

[2]) Mettenius l.c. S. 621.

Prantl stützt sich dabei [1]) zumal auf seine Beobachtungen an *Cystopteris montana* und *Phegopteris polypodioides* und kommt dabei ebenfalls, aber in etwas anderer Weise, zu der Auffassung dass jede Verästelung eigentlich eine seitliche ist. Die Knospen stehen seitlich von der Blattbasis am Stengel, manchmal je an beiden Seiten eines Blattes eine. Wenn nun zwei gleich starke Seitenäste sich entwickeln und der Hauptstamm sich nicht weiter fortbildet, so erhält man ein Dichasium, das einer Dichotomie ähnelt. Die beiden Äste können zum nämlichen Tragblatt gehören oder auch zu zwei verschiedenen.

Dass diese pseudo-dichotomische Verästelung in Wirklichkeit ein Dichasium ist, leitet Prantl hauptsächlich daraus ab, dass die beiden Äste noch ihre Tragblätter besitzen; das Vorkommen eines Angularblattes bei Dichotomieen war damals noch nicht erkannt, und Prantl erblickte das wichtigste Merkmal der Dichotomie gerade darin, dass diese Verästelungsweise sich unabhängig von den Blättern vollzog. Er musste daher die beiden Äste als Seitenäste und das Ganze als ein Dichasium betrachten. Jetzt aber, wo wir wissen, dass die Gabelungen der Farne sich gerade so vollziehen, dass ein Angularblatt zwischen den Gabelästen steht, können wir die Sache ganz anders auffassen: die beiden Verästelungsweisen, deren wesentliche Einheit Prantl erkannte, sind laterale und echt dichotome Verästelung gewesen.

Lesen wir nun die Beobachtungen Prantls daraufhin nach, so stimmt alles genau mit dieser Auffassung überein, bis auf eines: Prantl will bei *Phegopteris polypodioides* bisweilen zwischen den beiden Gabelästen einen Höcker als Rest der Hauptachse gesehen haben. Wahrscheinlich ist dieses eine dem Wulst von dem Objekt von Kaliwiro

[1]) K. Prantl, Morphologische Studien I, Die Verzweigung des Stammes bei einigen Farnen, Flora 1875, Bd. 58, S. 537.

ähnliche Bildung gewesen; dass diese Beobachtung Prantls an sich richtig war und dass die beobachtete Erscheinung auch anderswo zu finden ist, geht daraus hervor, dass Velenovský genau dasselbe von *Aspidium Thelypteris* abbildet [1]) ohne jedoch im Text die Sache zu erwähnen; in der Erklärung der Tafeln steht für den betreffenden Wulst: „Leiste, welche die beiden Gabeläste teilt".

Hatten Mettenius und Prantl also die Dichotomie auf seitliche Verästelung zurückgeführt, wobei Prantl sogar die Dichotomie als ein Dichasium auffasste, so finden wir, dass Stenzel und Velenovský viele anscheinend laterale Verzweigungen als ungleichhälftige Dichotomieen auffassen.

Beide Autoren schliessen aber einen grossen Teil der Seitenknospen, welche sie als Adventivbildungen betrachten, davon aus. Dabei gehen sie noch ungleich weit, indem Stenzel das Rhizom von *Polypodium vulgare* ausdrücklich für ein Dichopodium erklärt [2]), Velenovský dagegen von Adventivknospen spricht [3]).

Im allgemeinen können wir also sagen, dass bei den Farnen zwei verschiedene Verästelungsformen vorkommen, die seitliche und die Dichotomie, und dass ungeachtet der verschiedenen Versuche eine Zurückführung dieser beiden Prozesse auf einen gemeinsamen Vorgang noch nicht soweit gelungen ist, um von den Botanikern allgemein angenommen zu werden.

Kehren wir jetzt zu unseren eigenen Beobachtungen zurück, so haben wir zunächst zwei Fälle (Kaliwiro und Tjibodas), bei denen in typischer Form eine deutliche echte Dichotomie vorliegt. Die Zweifel, die Prantl über seine anscheinend dichotomen Objekte hegte, können

[1]) Velenovský, l. c. Tafel II Fig. 1.
[2]) Stenzel, l. c. S. 35.
[3]) Velenovský, l. c. S. 252.

hier nicht aufkommen. Andererseits haben wir zwei Fälle von seitlicher Verästelung (Sapoeran und Sendoro) in der für die Farne charakteristischen Form, wie wir sie seit Mettenius kennen: die Knospen stehen seitlich von der Blattbasis und können an beiden Seiten der Insertion oder an einer Seite ausgebildet sein, es können sogar mehr als eine Knospe an der nämlichen Seite entstehen. Diese beiden Verästelungsweisen, welche bei anderen Farnen gewöhnlich gesondert beobachtet werden, treten hier nicht allein beide neben einander auf, wahrscheinlich als Folge der nämlichen Ursache, sondern sie gehen auch deutlich, unter Bildung von Zwischenformen, ineinander über. Dieser Übergang geht in der Weise vor sich, dass von einer Dichotomie zunächst die beiden Äste ungleich stark werden, sodass der eine Ast zum Hauptast, der andere zum Seitenast wird. Sobald der stärkere Gabelast sich auf einen genügenden Bruchteil des Umkreises des Fussstückes stützt, tritt er ganz in die Verlängerung des Fussstückes; der andere Ast wird dann ganz zum Seitenast. Wenn dieser schwächere Gabelast nun noch bedeutend schwächer wird, kommt er neben dem Angularblatt als Knospe zu stehen; dadurch ist das Angularblatt dann zum Tragblatt geworden. Soweit ist alles ganz klar; nun kommt aber der grosse Sprung: statt einer Knospe können deren zwei oder mehrere an einer oder an den beiden Seiten des Tragblattes auftreten; und wenn wir die Beobachtungen von Mettenius in Betracht ziehen, sehen wir, dass die Knospen axillar werden können, oder auf dem Blattstiel überwandern oder auch unterhalb des Tragblattes zu stehen kommen.

Soweit die Tatsachen; nun aber ihre Interpretation. Geht man bei seinen Betrachtungen von der Dichotomie aus, so muss man offenbar annehmen, dass, von einem Blattzentrum aus, der Knospenagens führende Teil des Vegetationskegels in zwei oder mehrere Gebiete geteilt

werden kann. Sind nur zwei solcher Gebiete getrennt und sind diese gleich gross, oder enthalten sie wenigstens gleiche Mengen des Knospenagens, so werden diese sich zu zwei gleich starken Gabelästen ausbilden; das Blattzentrum, von dem die Wirkung ausging, wird zum Angularblatt, das natürlich zwischen beiden Gabelästen am Fussstück steht. Sind die beiden Bezirke ungleich gross, so wird der grössere zum Hauptast, der kleinere zum Seitenast, das wirksame Blattzentrum zum Tragblatt.

Sind dagegen drei oder mehrere Gebiete entstanden, so musste dieses, wenn sie alle gleich gross wären, zur Trichotomie oder Tetrachotomie führen. Bei Farnen hat man diese Erscheinungen, soweit mir bekannt ist, noch nicht gefunden, wohl bei *Selaginella*.

Velenovský hat bei mehreren Arten von *Selaginella* Trichotomie und Tetrachotomie gefunden, wobei allerdings zwei der Äste grösser sind als die anderen. Sind dagegen die drei oder mehrere Gebiete ungleich gross, so entsteht die seitliche Verästelung der Farne mit mehreren Knospen bei einem und demselben Tragblatt.

Dieser Auffassung stehen aber zwei Bedenken entgegen. Erstens ist nicht einzusehen, weshalb die Tricho- und Tetrachotomie bei den Farnen nicht vorkommen soll, wenn die Tragblätter so oft zwei oder mehrere Knospen führen. Und zum andern zeigt sich, dass eine Seitenknospe häufig unterhalb ihres Tragblattes steht; die zahlreichen Beobachtungen von Mettenius lassen darüber keinen Zweifel. Nun ist es natürlich denkbar, dass ein Blattzentrum diejenigen Teile des Vegetationskegels, welche höher als das Zentrum selbst liegen und welche von dem Blattagens noch frei sind, durch irgend eine Wirkung so beeinflusst, dass dieser in einzelne Knospenagens führende Gebiete zerlegt wird; diejenigen Teile, welche unterhalb des Zentrums liegen, sind aber alle schon von den Verbreitungskreisen durchdrungen, sodass eine Abspaltung

eines Knospenagens führenden Gebietes dort nicht mehr möglich ist und eine Neubildung des Knospenagens angenommen werden muss.

Geht man bei seinen Betrachtungen dagegen von der seitlichen Verästelung aus, so muss man annehmen, dass von einem Blattzentrum aus keine spaltende Wirkung auf das Knospenagens führende Gebiet ausgeübt wird, sondern dass einfach das Auftreten neuer Mengen Knospenagens in kleinerer oder grösserer Entfernung des Blattzentrums veranlasst wird. Die Schwierigkeit der unterhalb der Insertion stehenden Knospen flält dann natürlich fort, und auch das Auftreten mehrerer Knospen bei einem Blatte ist dann unschwer zu verstehen; es wird dann aber wieder weniger deutlich, wie diese seitliche Verästelung in Dichotomie übergehen kann. Denn wenn man sich auch vorstellen kann, dass eine Seitenknospe so hoch am Vegetationskegel gebildet wird, dass sie der Endknospe an Grösse gleich wird, so bleibt es dennoch unklar, weshalb die Knospe gerade so neben dem Vegetationspunkt zu stehen kommt, dass später das „Tragblatt" genau median zwischen den beiden Gabelsprossen steht; die Vorstellung die wir uns hier machen müssen, ist unklar und unbefriedigend.

Ist also die Weise, in der Dichotomie und laterale Verästelung in einander übergehen, theoretisch noch nicht ganz zu erklären, Tatsache ist und bleibt, dass sie es nach unseren Beobachtungen tun. Es wäre nun natürlich möglich, dass aus phylogenetischen Gründen entschieden werden könnte, dass entweder die Dichotomie oder die laterale Verästelung das Primäre wäre, sodass wir die andere Verästelungsweise aus jener ableiten müssten; weil nun aber von den Vorfahren der Filices, den Primofilices, noch so gut wie nichts bekannt ist, so ist die phylogenetische Auskunft ziemlich dürftig. Dass bei den Lycopodiaceen die Dichotomie so deutlich vorherrscht, ist bei unserer geringen Kenntnis von den Verwandtschaftsbeziehun-

gen zwischen diesen beiden Gruppen von Pteridophyten nur ein schwaches Argument für die Ursprünglichkeit der Dichotomie. Auch die Tatsache, dass die Wurzeln bei den Lycopodiaceen und unter den Filicales ebenfalls bei den Ophioglossaceen sich dichotom verästeln können, kann vielleicht einigermassen daraufhindeuten, dass die Dichotomie das Primäre ist; so lange wir aber nicht einmal wissen ob Wurzeln aus umgebildeten Stengeln hervorgegangen sind oder nicht, hat auch diese Tatsache für uns nur geringen Wert.

Bevor ich nun dazu übergehe, auseinanderzusetzen, wie man sich den Zusammenhang dieser Verästelungsweise der Farne mit derjenigen der übrigen Pteropsida denken kann, ist noch ein Punkt etwas näher zu betrachten.

Ich habe oben schon mehrfach betont, dass die hier untersuchten Fälle pathologischer Art waren, dass eine Erkrankung die Veranlassung zur Verästelung gewesen ist. Dies war insoweit aus der Beobachtung direkt abzuleiten, weil bei drei von den vier Objekten die Krankheitserscheinungen noch deutlich zu erkennen waren; zumal die nur halbentwickelten Blattnarben von dem Objekt von Sendoro waren in dieser Beziehung beredte Zeugen.

Auch schon aus einer anderen Beobachtung geht der Zusammenhang von Krankheit und Verästelung bei den Baumfarnen hervor, nämlich daraus, dass die Frequenz der Verästelung um so grösser wird, je nachdem die äusseren Verhältnisse (die Lebenslage) der Pflanzen ungünstiger werden. Bei den frei wachsenden Baumfarnen auf Java ist die Verästelung der Baumfarne eine überaus seltene, und es bedurfte des Spürsinnes des Herrn Dr. Koorders, ein so schönes Material davon aufzutreiben: unter vielen Tausenden von Exemplaren gelang es ihm, wie er mir im März 1905 schrieb, nur drei verästelte Individuen zu entdecken; in einem späteren Brief vom October 1905 erwähnte er ein viertes Exemplar. Bei

angepflanzten Exemplaren in Gärten sind die verästelten Exemplare schon verhältnismässig reicher vertreten; während meines Aufenthaltes auf Java im Jahre 1903 beobachtete ich selber schon vier Exemplare, nämlich einen im Garten in Buitenzorg, zwei im Berggarten in Tjibodas (darunter das im II. Kapitel beschriebene Exemplar) und einen in einem Privatgarten der Cinchonapflanzung Daradjat auf dem Kawah Manoek.

In den Gewächshäusern Europas scheinen die verästelten Exemplare relativ noch häufiger zu sein; Herr Hortulanus Fiet in Groningen berichtete mir wenigstens von drei verästelten Exemplaren, welche er gekannt hatte; eines von diesen, ein *Cibotium princips* (?) findet sich heute noch trocken im botanischen Museum der Universität Groningen. Bei der geringen Zahl der in Gewächshäusern kultivierten Baumfarne ist dieses ein verhältnismässig hoher Prozentsatz.

Es liegt nun nahe, wenn die Beziehung zwischen Krankheit und Verästelung angenommen wird, daraus abzuleiten, dass diese pathologischen Bildungen morphologisch nicht ohne nähere Kritik verwertet werden dürften. Ich glaube aber nicht, dass dieses in unserem Fall richtig ist. Und zwar deshalb, weil die Verästelung hier nicht als primär krankhafte Erscheinung auftritt, sondern als Reaktion der gesunden Teile auf vorhandene Krankheitserscheinungen in ihrer Nähe; diese Reaktion ist eine Lebensäusserung der Pflanze, so gut wie jede normale Erscheinung. Und weil die beiden Verästelungsweisen, welche bei anderen Farnen normal physiologisch gesondert auftreten, hier genau in derselben Weise, aber neben einander auftreten, so ist die morphologische Verwertung der auftretenden Erscheinungen gewiss eine berechtigte.

Wir kommen jetzt zu der Vergleichung der Verästelung der Farne mit derjenigen der übrigen Pteropsida, wobei

wir natürlich mit der Betrachtung der Verästelung der Gymnospermen anfangen.

Von der hochinteressanten Klasse der *Pteridospermen*, welche eine Mittelstellung zwischen den Farnen und den Cycadophyten einnehmen, ist seit kurzem wenigstens von einer Art die Verästelungsweise gut bekannt, und zwar von der überhaupt am besten bekannten Art *Lyginodendron oldhamium* Will, nach Scott sogar „the most completely known of all fossil plants"[1]. Von dieser Art hat Frl. Brenchley neuerdings eine Beschreibung zweier verästelter Exemplare veröffentlicht[2]. Die beiden Exemplare haben zusammen 13 Seitenäste, welche sämtlich axillar gestellt sind; die Zahl der Blätter, welche keine Achselknospe führen, ist jedoch derjenigen der knospenführenden Blätter überlegen; an dem einen Objekt sind nach den Diagrammen 5 Blätter mit und 5 ohne Knospen, an dem anderen 8 mit und 16 ohne vorhanden.

Bei 7 von den 13 Seitenästen sind ein oder mehrere Blätter beobachtet worden; die Stelle des ersten Blattes ist, wie aus den Diagrammen zu erkennen ist, eine regellose, bald adossiert, bald seitlich, bald vorne inseriert.

Die Übereinstimmung mit der Verästelungsweise der Farne ist also ziemlich gross; dass nur ein Teil der Blätter Knospen führt und dass die Stellung des ersten Blattes eine wechselnde ist, ist genau wie dort. Dass die Knospen axillar sind, kommt ja auch bei mehreren Farnen vor; ausserdem sagt Scott[3]) von *Lyginodendron:* „In some specimens branching of the stem has been found to be often repeated at short intervals, and in these cases it is always axillary, though it is not certain that this condi-

[1]) D. H. Scott, Studies in fossil botany, 2nd Ed. Vol. 2, 1909, S. 357.

[2]) Winifred E. Brenchley, On branching specimens of Lyginodendron oldhamium Will., Linn. Soc. 's Journal, Bot. Vol. 41, 1913, S. 349.

[3]) l. c. S. 372.

tion was constant. It is quite possible that the occurrence and mode of branching may prove to characterise distinct species still included under the collective name *L. oldhamium*".

Wenn man nun die Verästelungsweise der übrigen fossilen und rezenten Gymnospermen aus der Literatur verfolgt, so findet man für alle Familien die axillare Verzweigung angegeben, ferner, dass nur ein Teil der Blätter Knospen führt und dass bei vielen Blättern keine Achselknospe ausgebildet wird; ungenügende Auskunft über die Verästelungsweise erhält man nur bei den *Cycadeen* und ihren mesozoischen Verwandten den *Benettitaceen*. Von den letzteren bemerkt Scott:[1]) „It is probable that the position of the fructifications was axillary; in any case they were lateral branches, and cannot have been terminal on the main axis, thus differing in position from the cones of living Cycads". Wir haben hier also seitliche Knospen, deren genaue Lage unbekannt ist und welche jedenfalls nur bei einem Teil der Blätter entwickelt sind.

Die Verästelung der rezenten *Cycadeen* endlich ist ein Thema, über das unsere Kenntnisse nicht ohne kritische Beleuchtung zu verwerten sind, da die verschiedenen Autoren darüber verschiedener Ansicht sind.

Mettenius[2]) hat bei *Cycas revoluta* und *Dioon* Seitenknospen beobachtet, welche stets in der Blattachsel, seitlich von der Mittellinie des Blattes befestigt waren, und zwar dem Rand des Blattes näher als der Mittellinie[3]). Braun[4]) hat später für *Cycas* diese Angabe bestätigen

[1]) l. c. S. 562.

[2]) G. Mettenius, Beiträge zur Anatomie der Cycadeen, Abh. d. math. phys. Kl. k. S. Ges. d. Wiss. V, 1861, S. 565.

[3]) l. c. S. 594.

[4]) A. Braun, Die Frage nach der Gymnospermie der Cycadeen erläutert durch die Stellung dieser Familie im Stufengang des Gewächsreichs, Monatsber. k. Akad. d. Wiss. Berlin 1875, S. 241.

können und fügt noch die Beobachtung hinzu [1]), dass die Knospen über der anodischen Seite des Blattes stehen.

Von Velenovský wird dagegen bemerkt [2]), dass nach seinen Erfahrungen bei *Cycas* die Achselknospen genau median stehen und dass die ersten Schuppen transversal zur Mediane orientiert sind wie bei den Koniferen.

Sehr reiches Material von knospentragenden und verästelten Cycadeen zu beobachten hat Mary Stopes in Japan Gelegenheit gehabt [3]). Sie sagt von den von ihr beobachteten Knospen, dass sie „arise, apparently at any time and quite irregularly on the leaf-bases all over the older plants of *Cycas revoluta*." Frau Stopes betrachtet diese Knospen daher als Adventivbildungen: nach ihren Beobachtungen sind die Knospen in vielen Fällen deutlich auf den Blattbasen inseriert und nicht auf dem Stamm, in anderen Fällen war es nicht ganz sicher zu bestimmen, ob die Knospe nicht dem Stamm entsprang [4]).

Wenn wir nun der Beobachtungen Mettenius', Brauns und Venelovskýs gedenken und dem Umstand Rechnung tragen, dass Frau Stopes, die diese älteren Beobachtungen nicht erwähnt, den morphologischen Verhältnissen weniger Beachtung geschenkt hat, so können wir aus allem den Schluss ziehen, dass die Cycadeen in ihren Blattachseln normale Knospen entwickeln können, welche bald median, bald seitlich und bisweilen auch teilweise oder ganz auf der Blattbasis stehen.

Damit nähert sich die Verästelung der Cycadeen, wie man schon bemerkt haben wird, der seitlichen der Farne auffallend, was in theoretischer Hinsicht natürlich sehr wichtig ist.

[1]) l. c. S. 329.

[2]) Velenovský, l. c. II, S. 677.

[3]) M. C. Stopes, Adventitious budding and branching in Cycas, New Phytologist, Vol. 9, 1910, S. 235.

[4]) l. c. S. 237.

In allen diesen Fällen waren es nun bloss kleinere, spät sich entwickelnde Seitenknospen von denen die Rede war; bisweilen zeigen die Cycadeen bekanntlich auch eine anscheinend dichotome Verästelung ihres Stammes. Von diesen Fällen sind in der Literatur zwei Beschreibungen veröffentlicht worden, und zwar von Warming [1]) für *Ceratozamia longifolia*, und von Solms Laubach [2]) für *Stangeria*. In diesen beiden Fällen kommen die Autoren zu dem Schluss, dass sich eine Seitenknospe entwickelt hat, welche aber nicht in der Achsel eines Blattes, sondern seitlich neben ihrem Tragblatt steht; die von Mettenius und Braun beobachtete seitliche Stellung der später sich ausbildenden Knospen wird dadurch also bestätigt.

Dichotome Verästelung ist bis jetzt bei den Cycadeen noch nicht beobachtet worden. Die Verästelung der Cycadeen zeigt also einerseits grosse Übereinstimmung mit derjenigen der Angiospermen, weil die Knospen Achselknospen sind, hat aber andererseits deutliche Anklänge an der Verästelung der Farne aufzuweisen, indem die Knospen nicht immer in der Medianebene des Tragblattes stehen und wahrscheinlich auch teilweise auf den Blattstiel übergreifen.

Gehen wir nun endlich zu den Angiospermen über, so ist hier bekanntlich die Stellung der Knospen axillar, und nahezu alle Blätter haben eine Achselknospe. Blätter ohne Achselknospe findet man fast nur in den Blumen; vegetative Blätter ohne Knospe gehören zu den Seltenheiten.

Ist also die Bildung von axillaren Knospen bei allen Blättern die Regel, so sind doch bei vielen Pflanzen kleinere oder grössere Variationen dieses Verhältnisses zu finden.

---

[1]) E. Warming, Undersøgelser og Betragtninger over Cycadeerne, Oversigt over det K. Danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger, 1877, S. 88.

[2]) H. Graf zu Solms Laubach, Die Sprossfolge der Stangeria und der übrigen Cycadeen, Bot. Zg. 48, 1890, Sp. 177.

Zuerst können wir hier davon die ziemlich häufigen Blätter mit mehreren Achselknospen nennen, welche noch wieder in zwei Kategorien zu verteilen sind, die mit serialen und die mit collateralen Knospen; näheres findet man hierüber bei Velenovský[1]). Eine zweite Abweichung, welche viel seltener ist, zeigt sich darin, dass die Knospen nicht in der Medianebene des Tragblattes stehen, sondern, wie bei den Farnen und den Cycadeen, etwas seitlich verschoben. Dieses kommt z. B. bei *Fagus silvatica*, bei den Laubknospen sowie bei den Infloreszenzknospen vor[2]); die beiden Zeilen der Blätter sind an der Unterseite des Sprosses in etwa 90° Entfernung von einander inseriert; die Knospen stehen jedoch in zwei etwa um 180° von einander abstehenden Orthostichen.

Ähnliches haben wir nach Braun[3]) bei *Acorus, Monstera, Butomus*, wo die beiden Blattzeilen an der Oberseite des niederliegenden Stengels zusammengerückt sind, und die Knospen rein seitlich stehen, und bei *Hydrophyllum*, wo die Blätter rein seitlich stehen, und die beiden Knospenzeilen einander nach unten genähert sind. Weitere, vielleicht noch bessere Beispiele sind die Knospen in den Achseln des zweikieligen adossierten Vorblattes der Monokotylen, welche bald median, bald seitlich stehen[4]), die Infloreszenzzweige von *Raphia Ruffia*[5]) und die Achselknospen mancher Cucurbitaceen[6]).

[1]) J. Velenovský, l. c. II, S. 684—696,

[2]) Vgl. namentlich A. W. Eichler, Blüthendiagramme II, Leipzig 1878, S. 24, Fig. 10 D.

[3]) A. Braun, Die Frage nach der Gymnospermie u.s.w., l. c. S. 329.

[4]) Vgl. Th. Irmisch, Morphologische Mittheilungen über die Verzweigung einiger Monocotylen, Bot. Zg. 13, 1855, S. 41, J. C. Schoute, Die Bestockung des Getreides, Verh. Kon. Akad. Amsterdam, 2e Sect. Vol. XV, 2, 1910, S. 9—11.

[5]) A. W. Eichler, Blüthendiagramme I, 1875, S. 107, Fig. 49A.

[6]) Eichler, Ibid. S. 317, wo auch die Literatur der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen über die Stellung dieser Knospen angegeben ist.

Eine dritte Gruppe von Abweichungen bilden die allbekannten Verschiebungen der Brakteen auf die Blütenstiele, wie sie mehrere Pflanzen aufweisen [1]. Man pflegt dieses als eine kongenitale Verwachsung von Tragblatt und Seitenspross zu betrachten; man könnte aber in vielen Fällen ebensogut von einem blattbürtigen Seitenspross reden. Tatsächlich ist das Verhältnis das völlige Analogon der von Mettenius bei mehreren Farnen und von Mary Stopes bei *Cycas* namhaft gemachten Erscheinungen.

Nun werde ich selbstverständlich nicht so weit gehen, dass ich behaupte, alle diese Erscheinungen seien Reminiszenzen an die farnartigen Vorfahren, die Primofilices; es können dabei ebensogut sekundäre Erscheinungen allerlei Art in Betracht kommen, welche mit dem phylogenetischen Zusammenhang nichts gemein haben. Wenn wir aber andererseits bedenken, dass die Seitenknospen bei den Farnen die verschiedensten Stellungen in Bezug auf das Tragblatt einnehmen können, dass bei den Cycadeen die Stellung schon etwas weniger variiert und dass sie bei den Angiospermen nur noch bisweilen von der medianen achselständigen Stellung abweicht, so kann man nicht umhin, darin einen fortschreitenden Stabilisierungsvorgang anzuerkennen.

Wenn dieses aber so ist, so muss auch die Verästelung der Angiospermen derjenigen der Farne homolog sein, und wir müssen also annehmen, dass der nämliche Vorgang, der sowohl der dichotomen wie der seitlichen Verästelung der Farne unterliegt, ebenfalls bei der seitlichen Verästelung der Angiospermen stattfindet; im Grunde wäre also die Verästelungsweise bei allen Pteropsida die gleiche.

Dabei hat sich dann im Lauf der Stammesgeschichte dieser Verästelungsvorgang immer mehr und mehr in einer genau bestimmten Form und einer bestimmten Folge der

---

[1] Vgl. z. B. Velenovský, l. c. S. 607.

Erscheinungen festgelegt; wir sehen ja, dass, während bei den Farnen und bei *Lyginodendron* die Stellung des ersten Blattes der Knospe noch eine regellose ist, sie bei den Angiospermen eine sehr bestimmte geworden ist.

Bevor wir aber die Homologie der Verästelung aller Pteropsida ganz annehmen können, haben wir noch zwei Erscheinungen der Angiospermen im Lichte dieser Auffassungen zu betrachten, nämlich die bei Fasziationen häufig auftretende Spaltung des Stengels und die Dichotomie der Palmen.

In der vorläufigen Mitteilung habe ich schon darauf aufmerksam gemacht, dass Church dichotome Teilungen von fasziierten *Helianthus*-köpfchen beschrieben hat [1]; die Teilung kann in der vegetativen Region stattfinden, gerade ausserhalb des Involukrums oder innerhalb des Involukrums; im ersten Fall entstehen Köpfchenpaare, im zweiten Zwillingsköpfchen, im dritten zweiäugige Köpfchen.

Ich hätte dem noch hinzufügen können, dass auch schon früher von anderen Autoren nachdrücklich auf den Zusammenhang von Fasziation und Dichotomie hingewiesen worden war, so von Delpino [2] und sogar schon 1837 von Brongniart [3].

Wenn also die Angiospermen unter dem Einfluss der Verbänderung imstande sind, ihren Stengel zu dichoto-

[1] A. H. Church, Relation of phyllotaxis to mechanical laws, London 1904, S. 352.

[2] F. Delpino, Teoria generale della fillotassi, Genova, 1883. Auf S. 208 sagt Delpino von den Achselknospen seiner „foglie sdoppiati" dass sie sich spalten, „non già per via di ramificazione, ma per un fenomeno di *vera dicotomia*, mediante scissione del cono vegetativo".

[3] Ad. Brongniart, Histoire des végétaux fossiles ou recherches botaniques et géologiques sur les végétaux renfermés dans les diverses couches du globe II. Paris 1837; auf S. 4 sagt der Autor: „on le voit quelquefois parmi les plantes phanérogames, dans les tiges monstrueuses dites fasciées qui seules me paraissent offrir un mode de division analogue, malgré son irrégularité, à celui des Lycopodiacées".

mieren, so müssen wir uns hier natürlich die Frage stellen, ob dieses dieselbe Erscheinung ist wie die Dichotomie der Farne oder nicht.

Die Fasziation besteht nun, soviel wir wissen, darin, dass statt eines Vegetationspunktes sich eine gerade oder gebogene Vegetationslinie entwickelt [1]) oder unter Umständen sogar eine ringförmige [2]) oder drei oder vierstrahlige Figur [3]). Welche die Ursachen dieser Erscheinung sind, ist bis jetzt noch gar nicht bekannt; nach unseren Auffassungen muss sie aber von einer aus unbekannten Ursachen entstehenden abnormen Verteilung des Knospenagens bedingt sein. Das Knospenagens übt bei einem normalen Vegetationskegel seine Wirkung in einem Kreise aus, und bei dem fortwährenden Wachstum des Scheitels muss in irgend einer Weise dafür gesorgt werden, dass immer am Vegetationskegel die Wirkung des Knospenagens erneut wird. Wenn nun durch unbekannte Ursachen die Stelle, von der die Wirkung ausgeht (oder auf die sich das Agens zurückzieht und wo es sich sammelt) nicht mehr ein Punkt oder ein Kreis, sondern eine Linie oder Ellipse oder eine andre Figur wird, so müssen die bekannten Erscheinungen der Fasziation alle naturgemäss eintreten. Dass die Blattstellung dabei meistens regellos wird, versteht sich von selbst; nur unter besonderen Umständen wird eine regelmässige Stellung resultieren können. Max Streitwolf [4]) gibt von zwei verbänderten Spargelstengeln an [5]), die Blattstellung zeigte eine gewisse Ordnung, „sodass

---

[1]) A. Nestler, Untersuchungen über Fasciationen, Österr. Bot. Zeitschr. 44. Jahrg. 1894, Wien, S. 343; vergl. auch Fig. 82 auf S. 223 in A. H. Church, Relation of phyllotaxis to mechanical laws, London, 1904.

[2]) Siehe oben S. 157.

[3]) Hugo de Vries, Die Mutationstheorie II, Leipzig 1903, S. 548.

[4]) Max Streitwolf, Über Fasciationen, Inaug. Diss. Kiel, 1912

[5]) l. c. S. 16.

es sogar möglich war Parastichen zu zählen", in den beiden Fällen war die Stellung 20 + 24. Ich möchte daher die normal auftretende Unregelmässigkeit der Blattstellung auch nicht als eine der grundlegenden Erscheinungen der Fasziation, sondern nur als deren Folge betrachten. Dass dabei auch häufig Spaltungen auftreten, ist eine ebenso natürliche Sache. Denn wo die runde Form des Verbreitungsgebietes des Knospenagens die normale ist, ist es selbstverständlich, dass dort, wo diese Form elliptisch oder noch anders geworden ist, diese Verteilungsfigur bei fortschreitendem Wachstum in einzelnen kleineren Bezirken auseinanderfallen kann; ist doch in den normalen Fällen einer der Hauptcharaktere des Verbreitungsgebietes des Knospenagens, dass es am Rande fortwährend bestimmte Zonen verliert, während das Wachstum innerhalb des Bezirkes die Grösse des Verbreitungsgebietes auf gleicher Höhe erhält. Die so entstandenen gesonderten Bezirke können dabei selbst noch wieder von der Kreisform abweichen, sodass die entstehenden Gabeläste noch fasziiert sind, oder sie können rund sein und normale Äste erzeugen.

Wenn wir diese Auffassungen einstweilen als richtig annehmen, so braucht es nicht näher beleuchtet zu werden, dass diese Verästelung unbedingt als eine dichotome zu betrachten ist; von der Dichotomie der Farne unterscheidet sie sich aber dadurch, dass hier keine Beziehung zwischen der Verästelung und einem der Blätter, dem Angularblatt, vorliegt.

Diejenige Verästelung, deren Einheit bei allen Pteropsiden wir hier zu begründen versucht haben, war nun gerade durch die Beziehung zwischen dem Angular- bezw. Tragblatt und der Verästelung gekennzeichnet; der Vorgang, durch den diese Beziehung bedingt wird, fehlt also bei der Fasziation und der damit verbundenen Dichotomie wahrscheinlich ganz.

Die normale Verästelung der Pteropsiden betrachte ich

daher als einen von der Fasziationsdichotomie grundverschiedenen Vorgang. Ob letztere vielleicht mit der Dichotomie derjenigen Lebermoose, denen das Angularblatt fehlt [1]), oder mit der Dichotomie von den Wurzeln der Lycopodiaceen homolog ist, ist eine Frage, zu deren Beantwortung uns sogar die vorläufigen Ansätze fehlen.

Die zweite Erscheinung, welche uns noch zu betrachten übrig bleibt, ist die Dichotomie der Palmen. Wir finden bei *Hyphaene* [2]) eine regelrechte Dichotomie, wobei ein Angularblatt zwischen den beiden Gabelzweigen an dem Fussstück steht; von der Dichotomie der Farne unterscheidet sich die von *Hyphaene* aber dadurch, dass alle Blätter, das Angularblatt einbegriffen, eine Achselknospe führen.

Dass diese merkwürdigen Verhältnisse unter den Palmen nicht auf *Hyphaene* beschränkt sind, hat neuerdings Velenovský nachgewiesen [3]), indem er eine ganz ähnliche Dichotomie bei *Chamaedorea Martiana* Wendl aufgefunden hat. Das Angularblatt steht dort ebenfalls zwischen den beiden Gabelzweigen; ob auch eine Achselknospe bei dem Angularblatt vorhanden ist, wird nicht erwähnt.

Ist diese Dichotomie der Palmen nun mit der oben erkannten allgemeinen Pteropsidenverästelung homolog? Obwohl sich eine Antwort auf diese Frage nicht mit Gewissheit geben lässt, neige ich doch dahin, eine Homologie zu verneinen, und zwar aus zwei Gründen: erstens weil zwischen der Dichotomie der Palmen und der Axillarverzweigung keine Übergänge bestehen, und zweitens, weil das Angularblatt eine normale Achselknospe führt.

---

[1]) Vergl. M. Servit, Über die Verzweigungsart der Muscineen, Beihefte Bot. Centr. Bd. 22, 1, 1907, S. 287.

[2]) J. C. Schoute, Über die Verästelung bei monokotylen Bäumen II, Die Verästelung von Hyphaene, Dieses Recueil, Vol 6, 1909, S. 211.

[3]) J. Velenovský, Vergleichende Morphologie der Pflanzen IV (Supplement), Prag. 1913, S. 114—116.

Wenn die uns gänzlich unbekannte Wirkung, welche bei den Pteropsida von einem Blatte ausgehend einen neuen Vegetationspunkt entstehen lässt, sich so verändern konnte dass dadurch die Dichotomie der Palmen entstand, so wäre es, wenn auch nicht unmöglich, doch nicht zu erwarten dass zu gleicher Zeit eine Beiknospe gebildet werden würde, welche die Stelle der Achselknospe einnähme; und wenn dies doch stattfinden würde (die immer auftretende Beiknospe in der Achsel derjenigen Blätter von Vitis, welche den Ranken gegenüber stehen, zeigt uns eine Analogie dazu), so könnte man doch bisweilen Übergangsformen zwischen lateraler Verästelung und Dichotomie erwarten. Solche Übergänge sind aber bis jetzt bei den Angiospermen noch nicht beobachtet worden. Was in der Literatur als solche erwähnt wurde, war nur die verfrühte Ausbildung einer Axillarknospe, welche dadurch dem Hauptstamm gleich wurde; durch ihre Lage in der Achsel des Tragblattes blieb die Knospe aber eine Achselknospe, und es war von einem Übergang zur Dichotomie der Farne nicht die Rede [1]).

Wenn aber auch künftighin bei erneuter Untersuchung von reichlichem Palmenmaterial wirkliche Übergänge zwischen den beiden Verästelungsweisen nicht gefunden werden, so liegt der Schluss nahe, dass die unzweideutige Beziehung zwischen dem Angularblatt von *Hyphaene* und der Lage der beiden Gabeläste nicht eine Auferstehung des bei den Farnen in den Dichotomien sich abspielenden Prozesses, sondern ein neuer, spontan aufgetretener Vorgang sein muss; ein Vorgang, der, bei aller Ähnlichkeit mit der Dichotomie der Farne, damit nicht homolog, sondern nur analog ist.

Wir kommen also einstweilen zu der Ansicht, dass neben der allgemeinen Pteropsidenverästelung bei den

[1]) Vgl. Die Verästelung von *Hyphaene*, l. c. S. 226.

Phanerogamen noch drei andere Verästelungsweisen als zufällige oder seltene Erscheinungen auftreten können: die Adventivknospenbildung, die mit Fasziation verbundene Dichotomie und die Dichotomie der Palmen. Die beiden zuletzt genannten Erscheinungen zeigen vielleicht einige innere Verwandtschaft, sie sind aber dadurch deutlich verschieden voneinander, dass in dem einen Fall keine Beziehung zu den Blättern besteht, während in dem letztgenannten Fall ein deutliches Angularblatt vorhanden ist, dessen Lage die der Gabeläste bedingt [1]).

Zusammenfassung der Ergebnisse und Folgerungen.

1. Bei einem und demselben Farnstamm können die Blattnarben einander in den höheren Teilen deutlich berühren, während sie in den unteren Teilen des Stammes weit auseinander stehen, ohne dass die Blattstellung sich dabei ändert; wir schliessen daraus auf die Bedeutungslosigkeit des sog. Kontaktes für die Blattstellung.
2. Wo die Blattnarben frei stehen, sind sie etwa oval; wo sie einander berühren, platten sie sich an den Berührungsstellen ab. Ist bei gedrängter Stellung der Blätter ein Blatt abortiert, so dehnen die benachbarten Blätter ihre Insertionen unter Verlust ihrer Symmetrie auf den freigewordenen Platz aus. Wir sehen darin den Beweis für die Entwicklung der Blätter von einer zentralen Stelle aus und zugleich dafür, dass nicht die Blattstellung von der Insertionsform oder -grösse der Blätter abhängt, sondern umgekehrt die Insertionsform von der Blattstellung.

---

[1]) Velenovský kehrt das Verhältnis um (l. c. IV, S. 112) und betrachtet die Lage des Angularblattes als durch die Lage der Gabeläste bedingt. Diese Auffassung lässt sich durch meine Beobachtungen nicht bestätigen, ich kann ihr deshalb nicht beipflichten.

3. Bei den sich sonst nicht verästelnden Baumfarnen kann durch Krankheit eine Verästelung veranlasst werden, welche dichotom oder seitlich sein kann. Im ersten Fall kann der Sattel der Dichotomie durch die Krankheit so beeinflusst sein, dass der Abschluss der Gewebe mangelhaft wird und dass ein „Trichter" entsteht. Die Oberfläche dieses Trichters kann von einem verarmten Hautgewebe oder sogar von Wundsklerenchym gebildet werden.

4. An den einander zugekehrten Seiten der Gabeläste können in diesen Fällen normale oder auch mehr oder weniger abortierte Blätter entstehen, welche nicht wie sonst auf dem Kreuzungspunkt zweier Parastichen liegen, sondern nur auf einem Parastichen; wir leiten daraus ab, dass den Parastichen an sich kein ortsbestimmender Einfluss auf die Blätter zukommt.

5. Die Blattspuren dieser Blätter mit besonderer Stellung laufen in dem Stamm den Trichter entlang herunter und hören wenigstens zum Teil ohne Zusammenhang mit den übrigen Vaskularmassen auf. Diese Beobachtung und die von Hugo de Vries und Nestler beschriebenen völlig analogen Beobachtungen an Ringfasziationen, sind für unsere Theorie deshalb wichtig, weil die in der Literatur verteidigte Ansicht, dass die Blattspuren akropetal angelegt werden, — eine Ansicht, welche sich nicht mit unsrer Theorie verträgt, — dadurch widerlegt wird.

6. Bei diesen Baumfarnen kommen an den dünneren Seitenästen Stellungen der Hauptreihe vor, an den dicken Ästen und Stämmen ist eine bisher unerklärte Neigung zu Wirtelstellungen vorhanden.

7. Die Stellung des ersten Blattes bei den Seitenzweigen ist bei unseren Baumfarnen ohne erkennbares Regelmass.

8. Bei zweien von diesen Objekten waren Übergänge zwischen der Dichotomie und der seitlichen Verästelung zu beobachten; aus dieser Erscheinung leiten wir ab, dass beide Verästelungsweisen im Grunde auf einem und dem-

selben Vorgang beruhen und dass Angularblatt und Tragblatt homologe Bildungen sind.

9. Durch diese zuletztgenannte Auffassung werden wir veranlasst, die Verästelung der Pteropsida im allgemeinen zu betrachten. Wir müssen dann bedenken:

a. Die Farne, welche den gemeinschaftlichen Vorfahren der Pteropsida am nächsten stehen, haben allgemein entweder Dichotomie mit einem Angularblatt oder seitliche Verästelung, genau so, wie es bei unseren Objekten auftritt.

b. Die Gymnospermen, namentlich die Cycadeen, sind in ihrer Verästelung in mancher Hinsicht intermediär zwischen den sich lateral verästelnden Farnen und den Angiospermen.

Wir kommen dadurch zu der Auffassung, dass die normale Verästelung aller Pteropsida die nämliche Erscheinung ist und auf demselben Vorgang in der Pflanze beruht.

Neben dieser normalen Pteropsiden-Verästelung finden wir dann bei den Angiospermen noch die Adventivverzweigung, die mit Fasziation verbundene Dichotomie und die Dichotomie von einigen Palmarten; diese drei Erscheinungen sind wahrscheinlich voneinander und von der normalen Verästelung verschieden.

Bussum, März 1914.

VERZEICHNIS DER TEXTFIGUREN.

ERKLÄRUNG DER TAFELN.

Tafel V. Objekt von **Kaliwiro,** Verästelungsstück schräg von oben gesehen. W = Wulst zwischen den beiden Gabelästen, A = Angularblatt. Der eine Gabelast ist grossenteils abgebrochen.

Tafel VI. Dasselbe Stück, von der anderen Seite gesehen. Etwa $\frac{1}{2}$ nat. Grösse.

Tafel VII. Obere Figur. Dasselbe Stück, von unten durch die Röhre des Fussstückes gegen den Sattel der Dichotomie gesehen. Das Objektiv stand in der Röhre des Fussstückes, daher ist diese Röhre selbst nicht scharf; man sieht rechts in die Röhre des einen Gabelastes. A = Blattlücke des Angularblattes, B = die normaler Blätter.

Untere Figur. Dasselbe Objekt, höherer Teil eines der beiden Gabeläste. Etwa $\frac{2}{3}$ natürl. Grösse.

Tafel VIII. Objekt von **Tjibodas**, aus der Wurzelmasse freipräpariert. Etwa $\frac{1}{5}$ natürlicher Grösse.

Tafel IX. Dasselbe Objekt von einer anderen Seite betrachtet.

Tafel X. Fig. 1. Dasselbe Objekt, nachdem es ganz entzwei gebrochen ist und das Mark aus der in der Mitte stehenden Hälfte herausgeholt worden ist.

Fig. 2. Umrisszeichnung derselben Stücke. T = Trichter, W = Wurzelmasse, ä = äussere, i = innere Sklerenchymplatte.

Fig. 3. Umrisszeichnung nach Tafel XI, 1—3 normale Xylemteile, 4—8 abnormale Teile.

Tafel XI. Die in Fig. 2 von Tafel X durch 3 angedeutete Stelle in natürlicher Grösse. Das Xylem, in Fig. 3 schwarz angedeutet, ist zu erkennen.

Tafel XII. Obere Figur. Dasselbe Objekt. Querschnitt durch das Gewebe des Trichters. Links ein Teil einer dem Gewebe noch anhaftenden Adventivwurzel.

Untere Figur. Objekt von **Sapoeran**. Querschnitt durch das Wundsklerenchym und das diesem anhaftende Markparenchym.

Tafel XIII. Objekt von Sapoeran. Etwa $\frac{2}{3}$ natürl. Grösse.

Tafel XIV. Dasselbe Objekt von der gegenüberliegenden Seite.

Tafel XV. Dasselbe Objekt von unten her betrachtet.

Der Querschnitt des Fussstückes ist sichelförmig; die Konkavseite ist nur von Wundsklerenchym begrenzt; die Vaskularmassen fehlen dort.

Tafel XVI. Objekt von **Sendoro**, Stück B von der Angularblattseite. Etwa $\frac{3}{5}$ natürlicher Grösse.

Tafel XVII. Dasselbe Stück von der gegenüberliegenden Seite. Unten zwei nur teilweise normal ausgebildete Blattnarben.

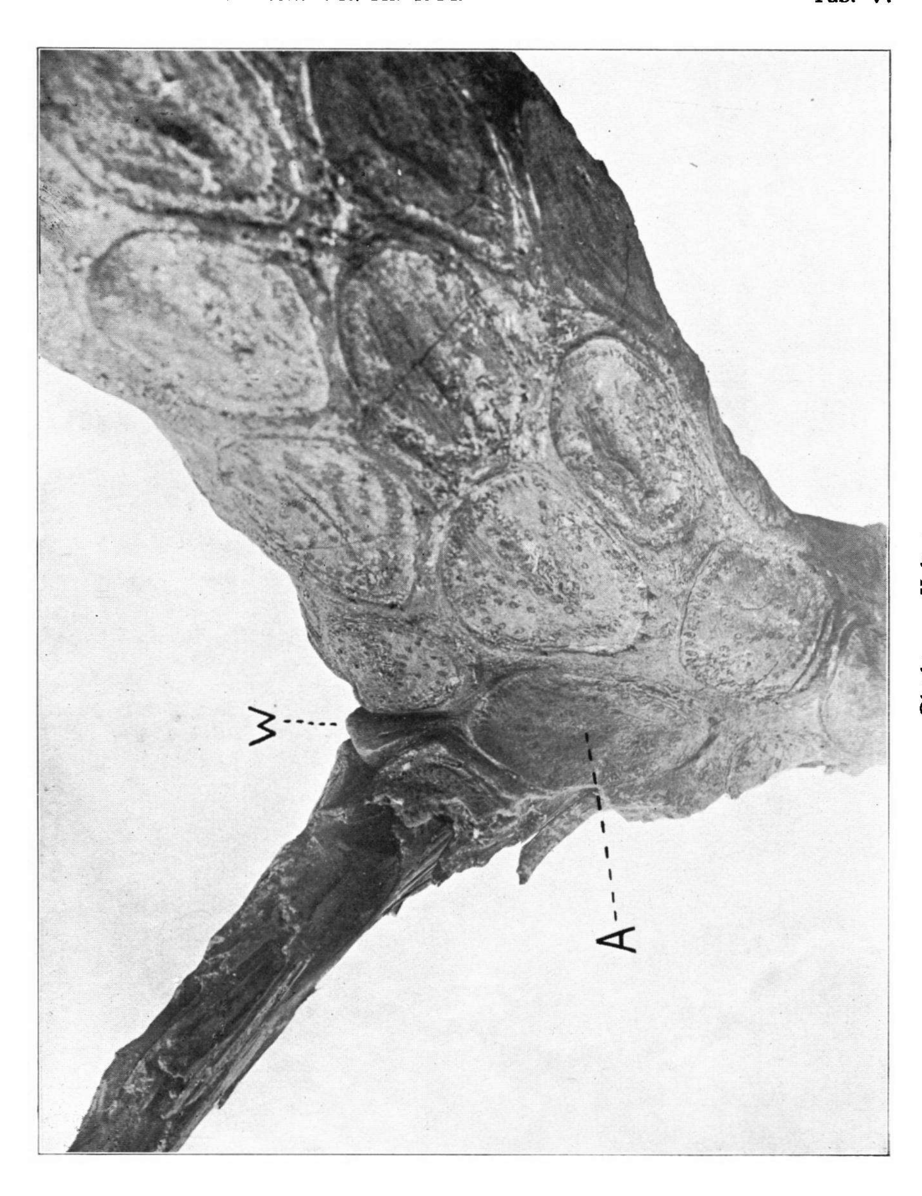
Tafel XVIII. Dasselbe Stück von unten her betrachtet. Man sieht durch den bei dem Eintrocknen stark erweiterten Trichter zwischen den beiden Gabelästen hindurch. Um den Trichter herum fehlen die Gefässmassen.

Tafel XIX. Stück C des nämlichen Objektes. Etwa 0,3 nat. Grösse.

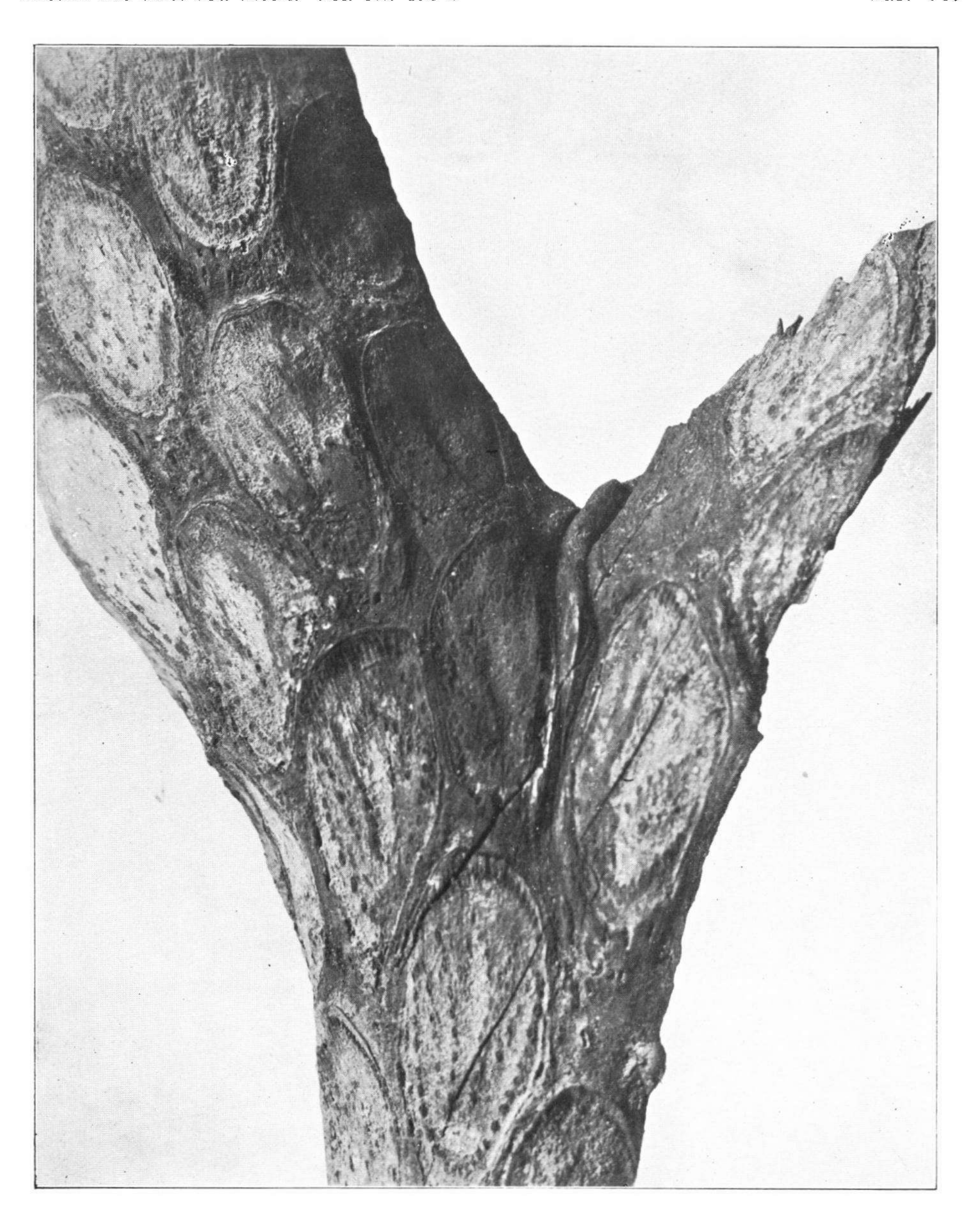
Tafel XX. Dasselbe Stück von der gegenüberliegenden Seite.

Tafel XXI. Stück E des nämlichen Objektes in natürl. Grösse. In dem drittunteren abgebildeten Wirtel fehlt ein Blatt vollständig.

INHALTSÜBERSICHT.

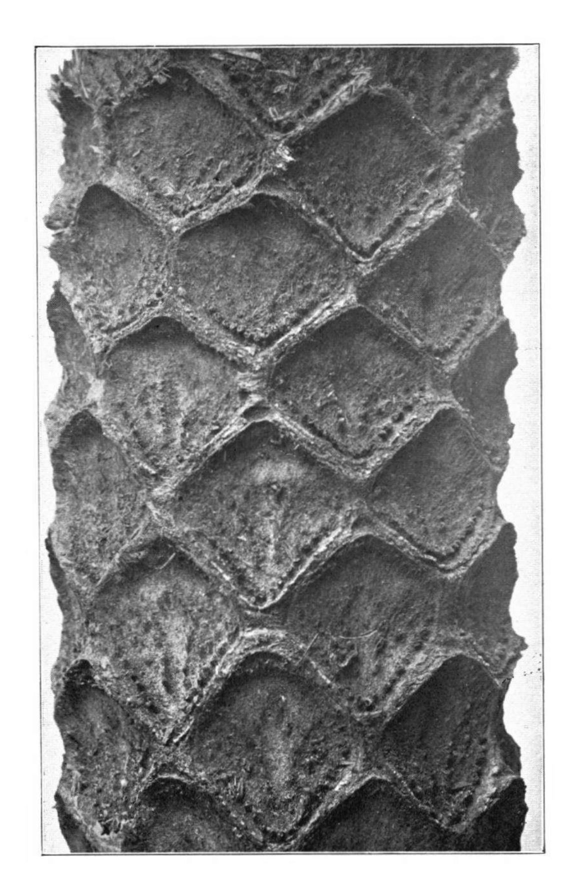


Objekt von Kaliwiro.

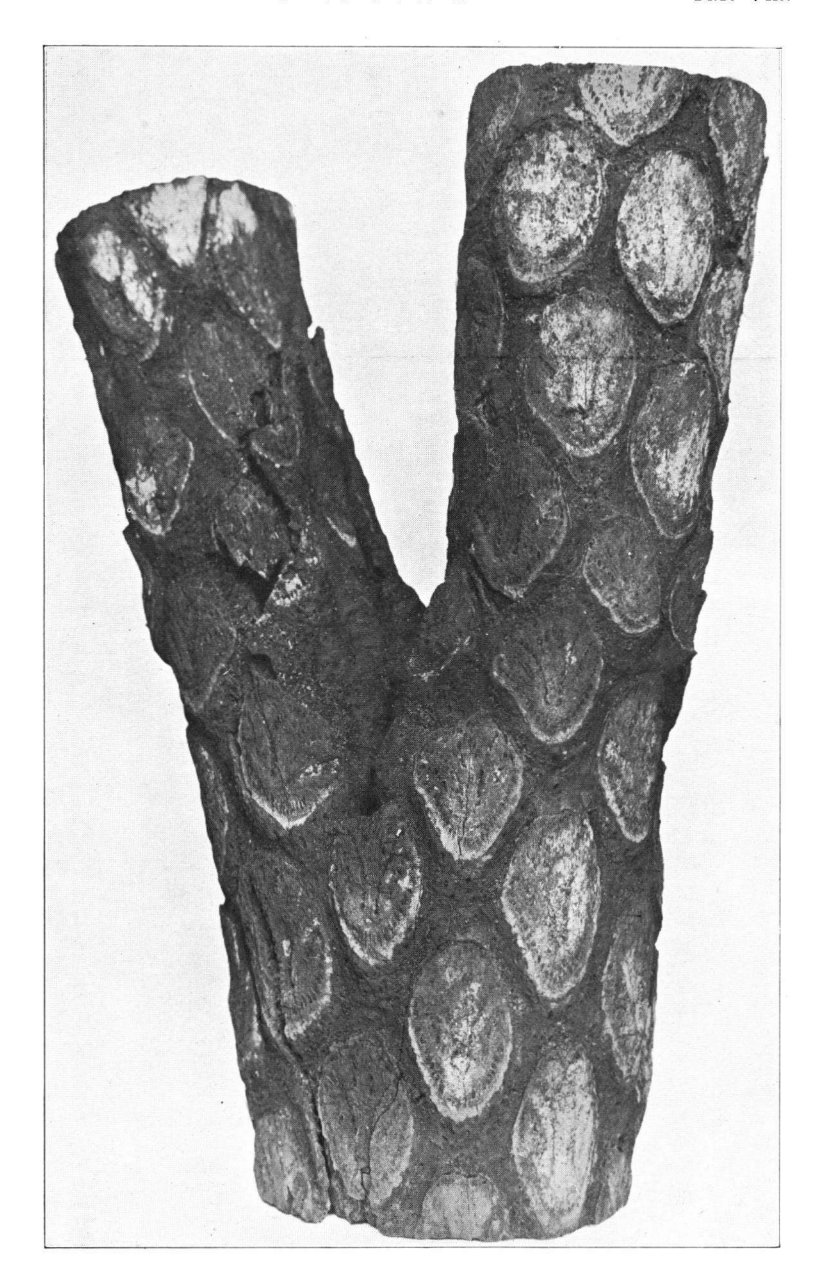


Objekt von Kaliwiro.





Objekt von Kaliwiro.



Objekt von Tjibodas.



Objekt von Tjibodas.

Fig. 1.

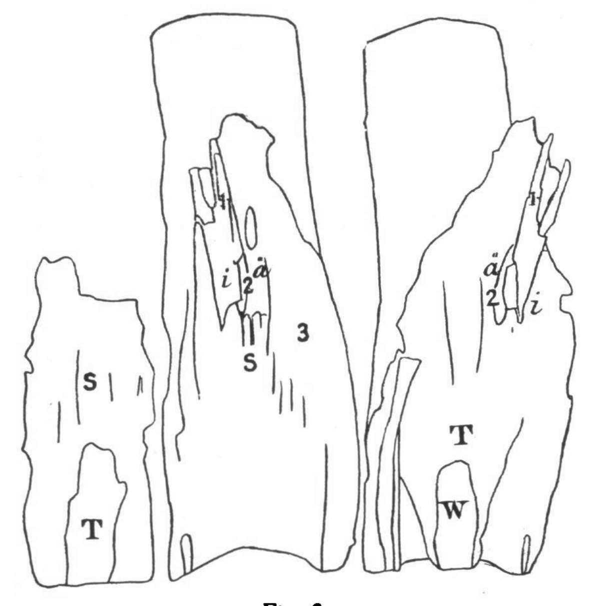
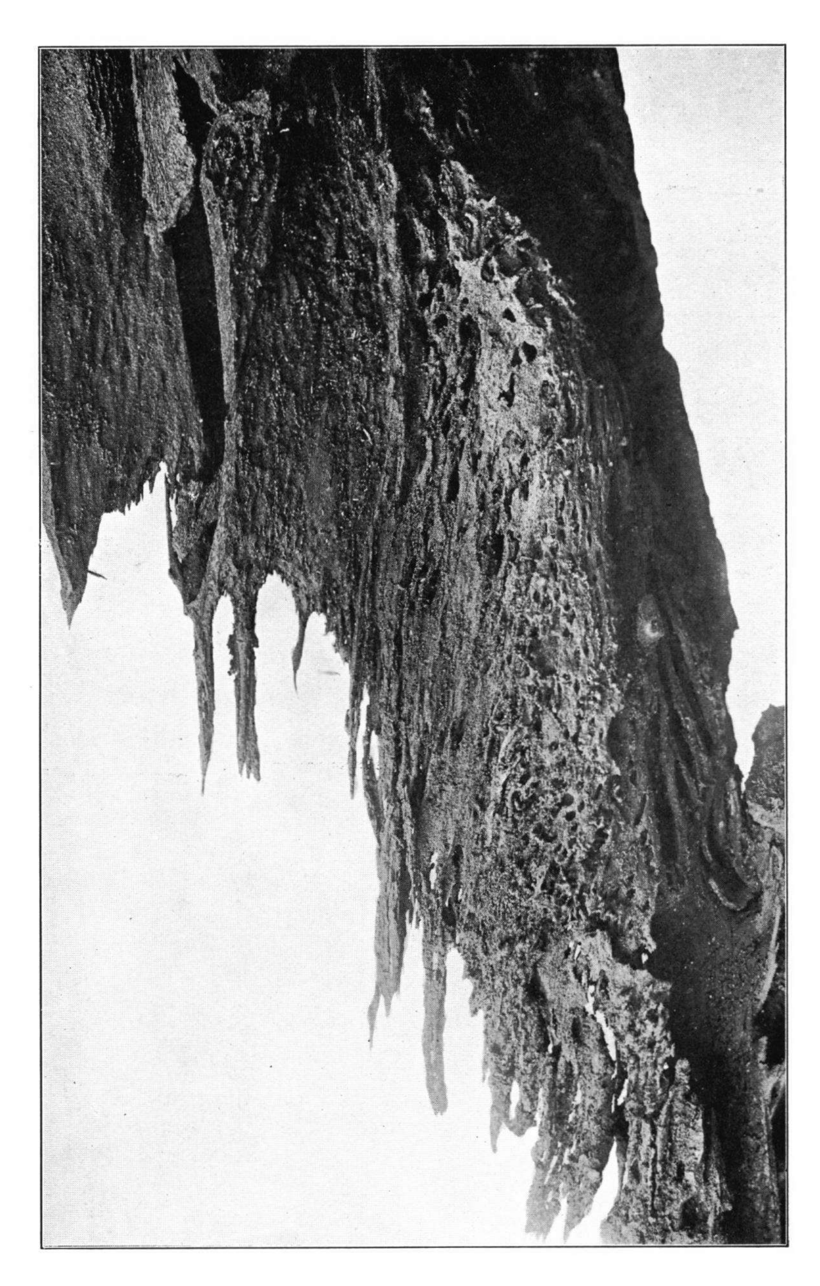


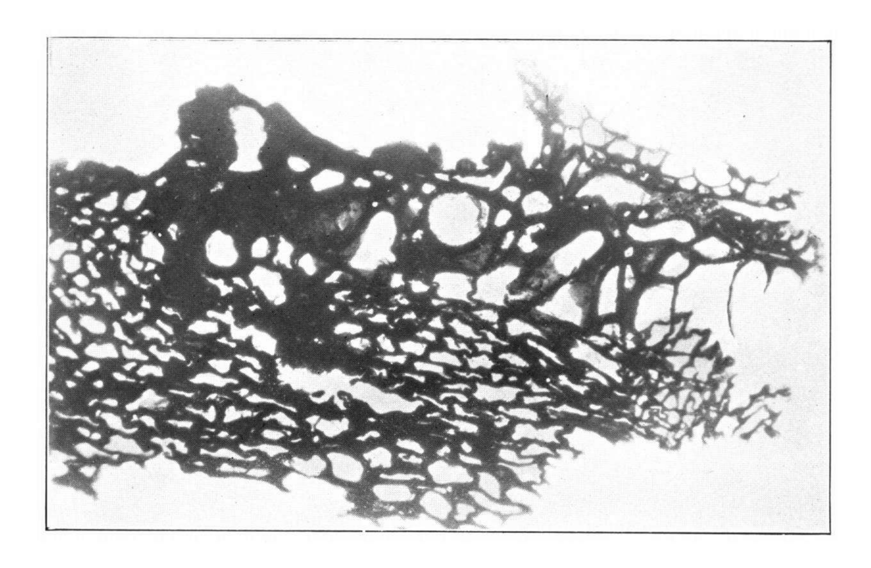
Fig. 2.



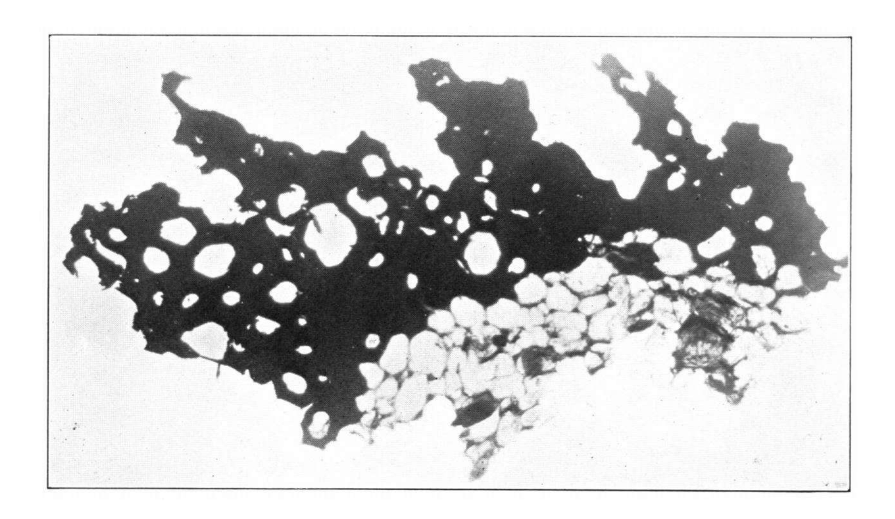
Fig. 3.



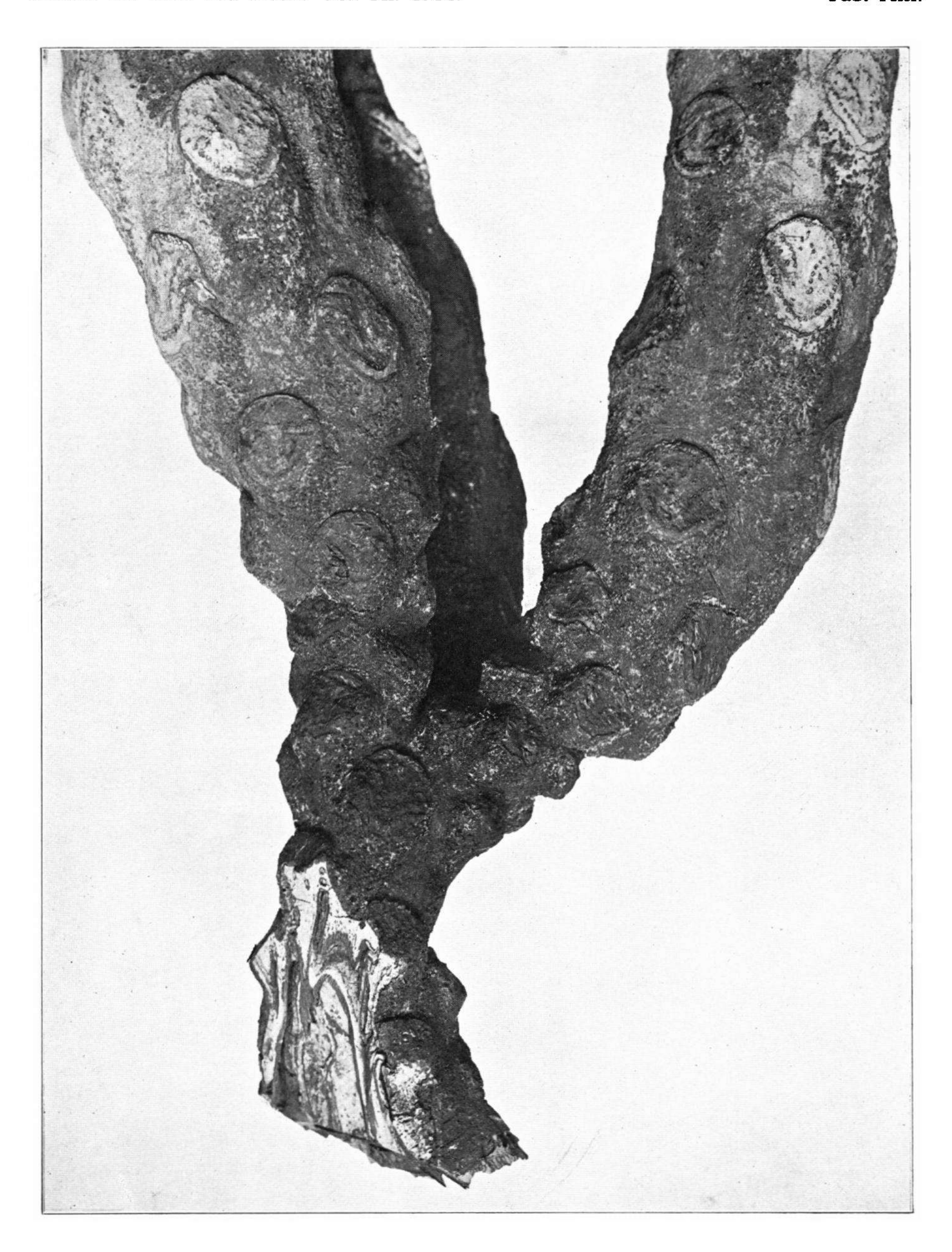
Objekt von Tjibodas.



Objekt von Tjibodas.



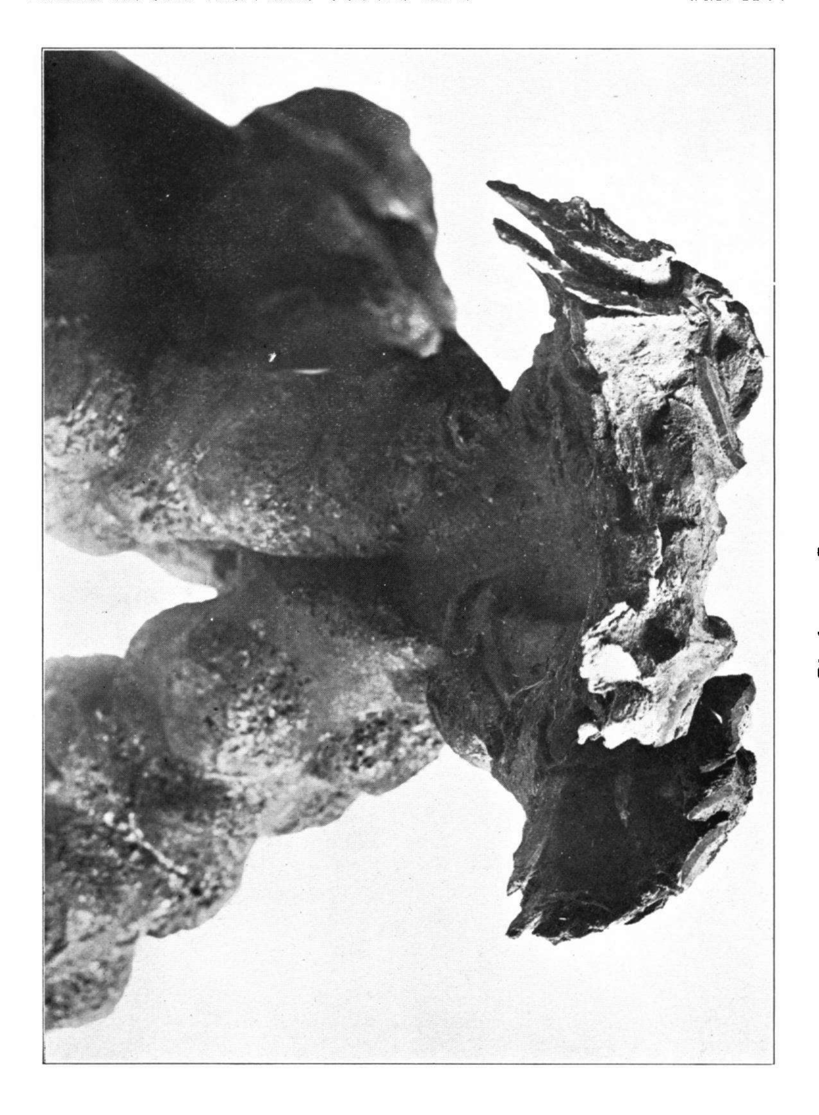
Objekt von Sapoeran.



Objekt von Sapoeran.



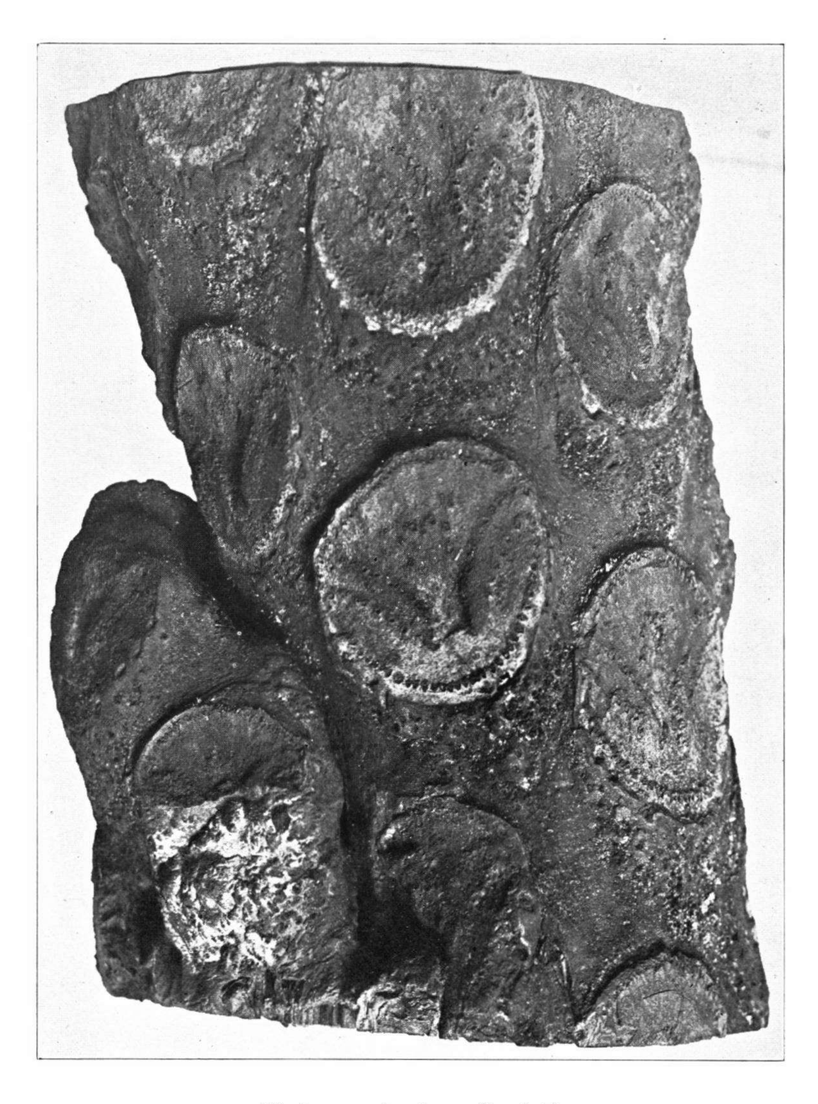
Objekt von Sapoeran.



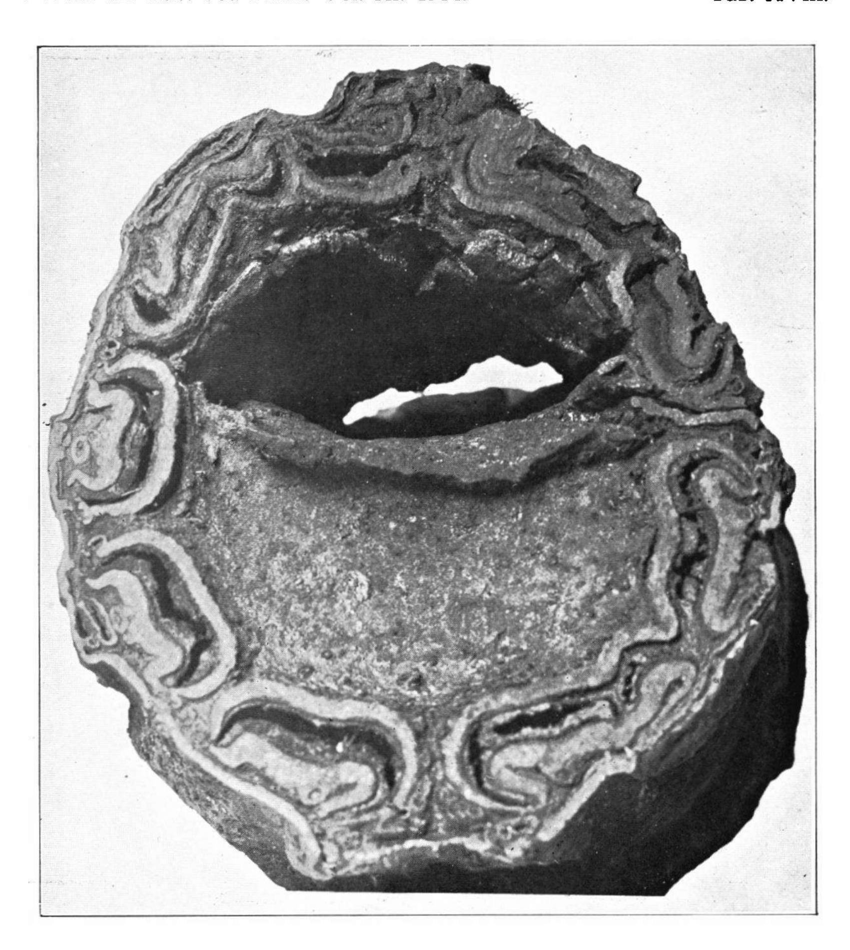
Objekt von Sapoeran.



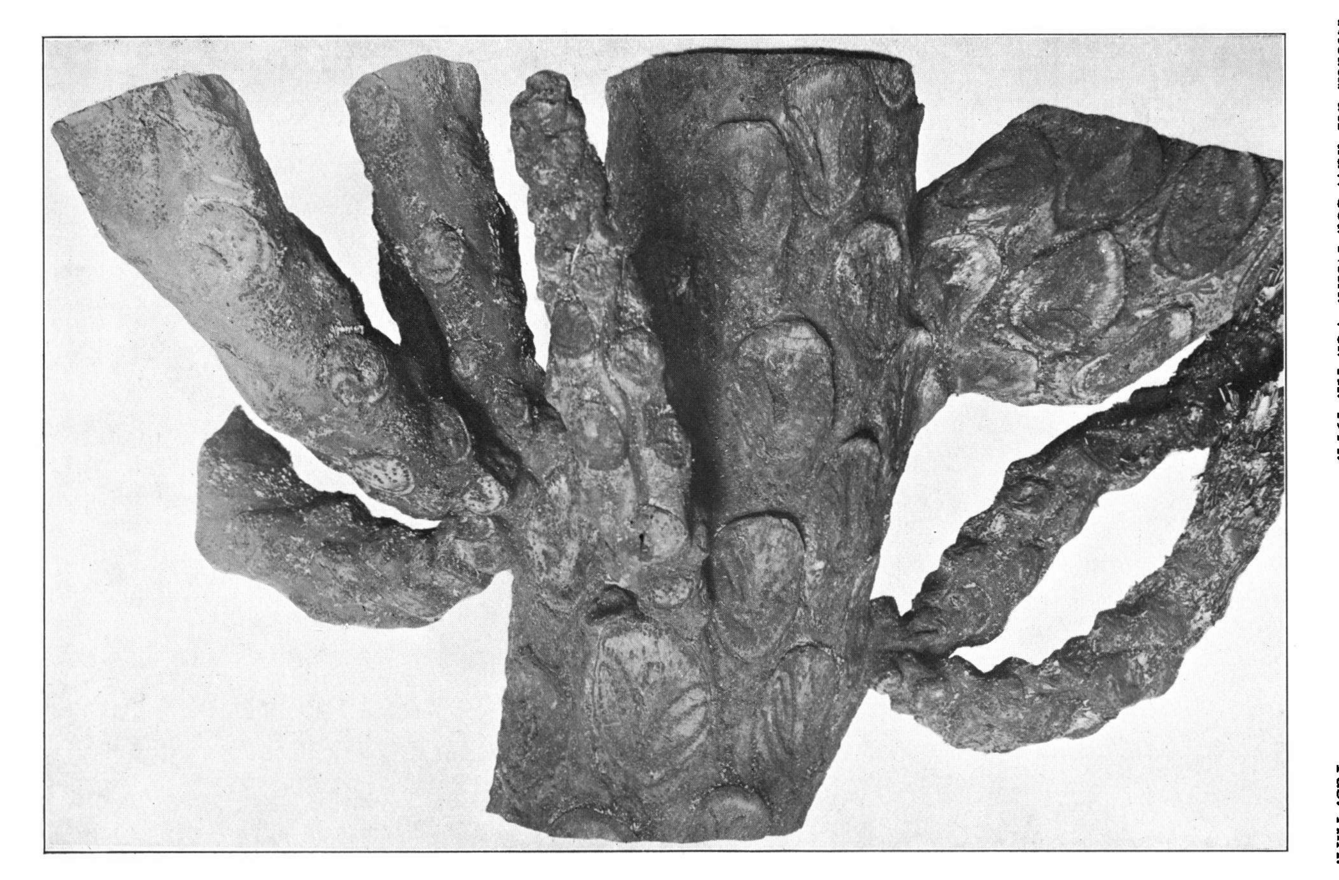
Objekt von Sendoro, Stück B.



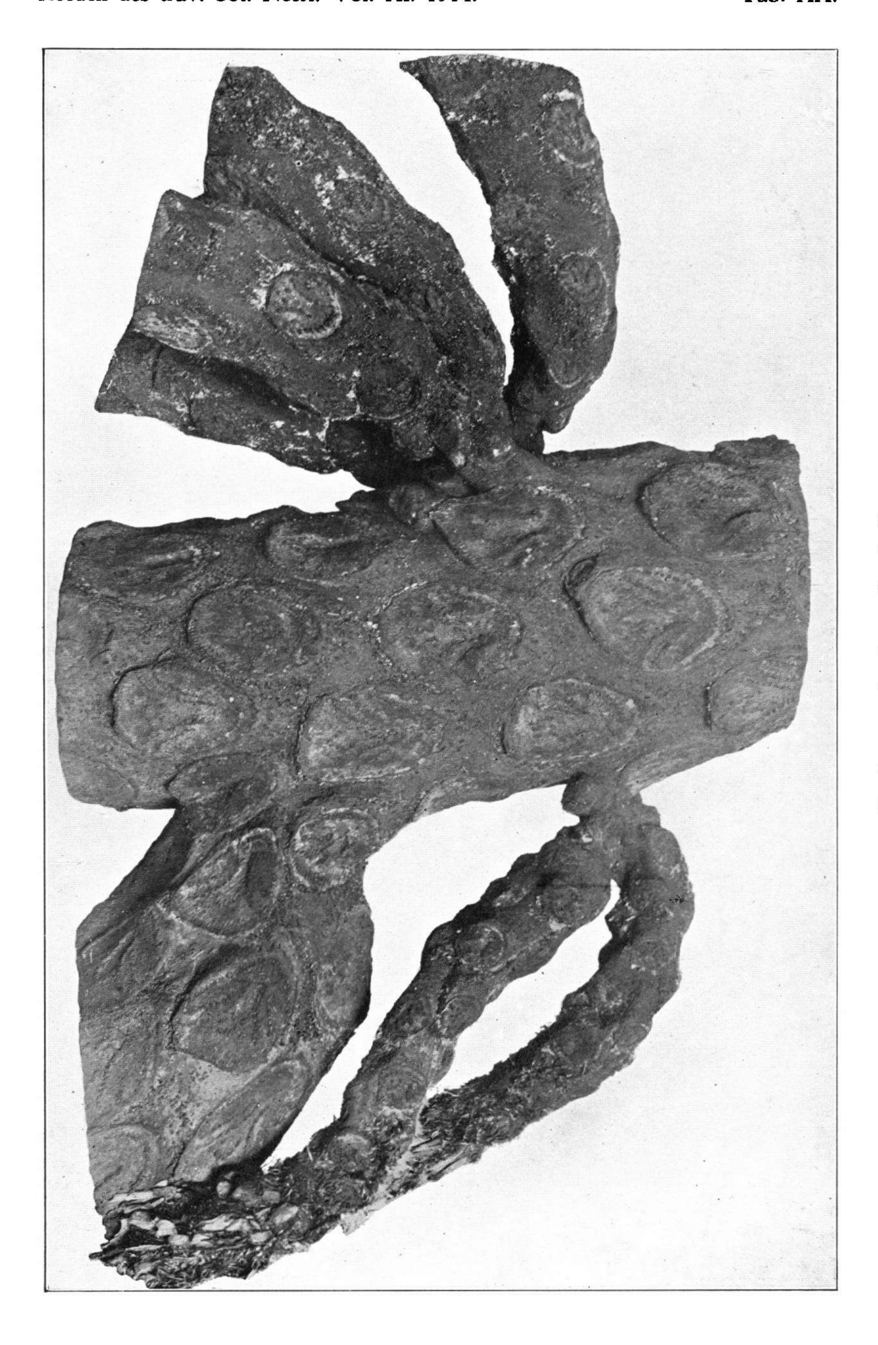
Objekt von Sendoro, Stück B.



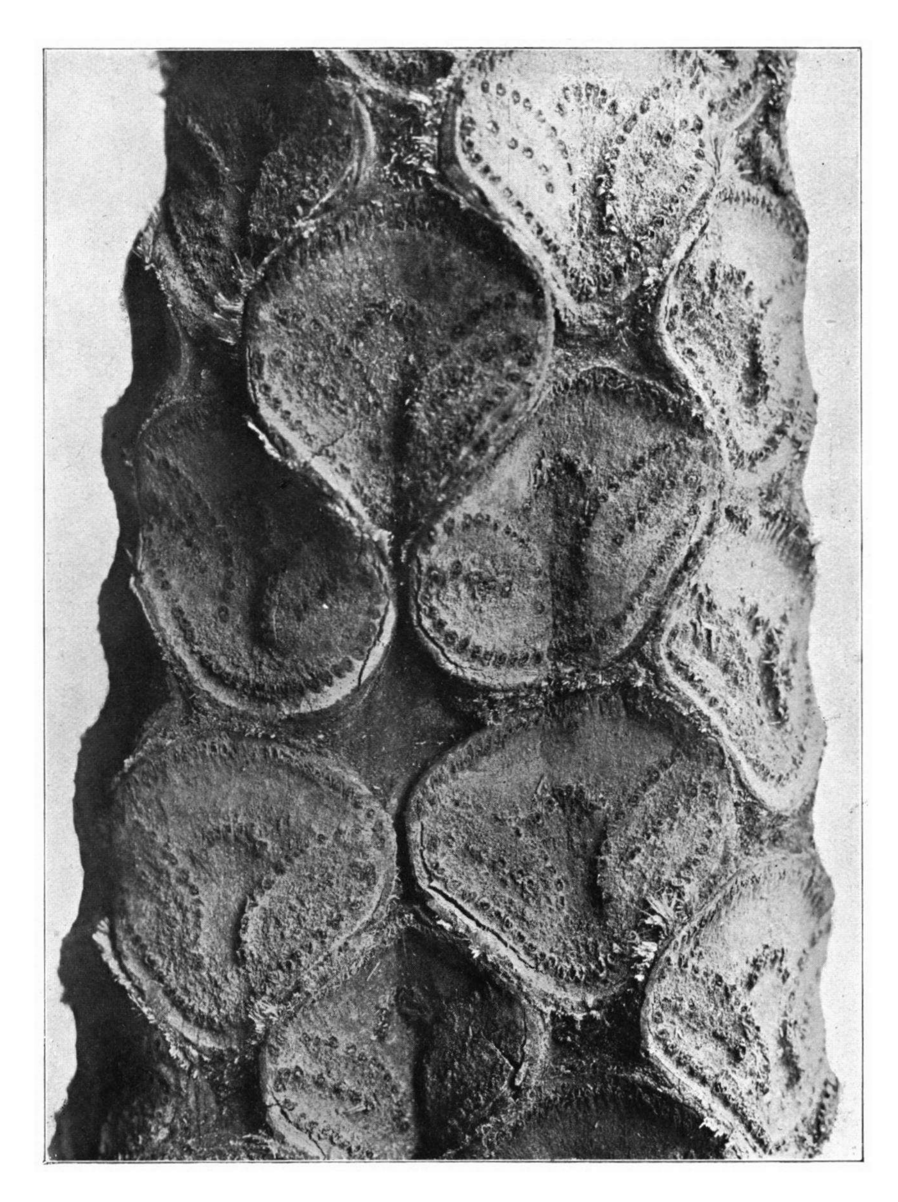
Objekt von Sendoro, Stück B.



Objekt von Sendoro, Stück C.



Objekt von Sendoro, Stück C.



Objekt von Sendoro, Stück E.